УДК 581.82:576.31

© А. Е. Васильев, Л. Е. Муравник

ДИНАМИКА КЛЕТОЧНЫХ КОМПОНЕНТОВ ТКАНЕЙ ЛИСТА *ARABIDOPSIS THALIANA* (*BRASSICACEAE*) В ХОДЕ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ
2. ПАЛИСАДНЫЙ МЕЗОФИЛЛ

A. E. VASSILYEV, L. E. MURAVNIK. CELL COMPONENT DYNAMICS IN THE LEAF TISSUES OF *ARABIDOPSIS THALIANA* (*BRASSICACEAE*) DURING DIFFERENTIATION. 2. PALISADE MESOPHYLL

Изучены изменения свыше 50 количественных признаков структуры клеток и их компонентов в мезофилле растущих и завершивших рост листьев *Arabidopsis thaliana*. Проведено сравнение с этими признаками клеток апикальной меристемы и листовых примордиев. Определены также некоторые признаки ультраструктуры клеток в желтых листьях на стадии старения. Установлено, что разные компоненты клеток имеют разную динамику. Почти все хлоропласты, митохондрии и почти весь цитозоль образуются после завершения делений клеток, на всех предыдущих стадиях число пластид и митохондрий остается относительно постоянным. Спецификой палисадного мезофилла *A. thaliana* являются очень большие размеры клеток, чрезвычайно сильная их вакуолизация и очень большое число хлоропластов.

Ключевые слова: *Arabidopsis*, морфометрия, дифференциация, ультраструктура, мезофилл.

Ранее (Васильев, 2000) была детально описана количественная ультраструктура апикальной меристемы побега *Arabidopsis thaliana*, а также ее изменение на начальных этапах дифференциации клеток листа в ходе его внутрипочечного роста (стадия клеточных делений). Данная статья посвящена изучению изменений ультраструктурных признаков клеток палисадного мезофилла в ходе внепочечного роста (стадии растяжения, зрелости и старения). Полученные результаты сопоставляются с опубликованными в 1-й статье. До сих пор динамика количественных ультраструктурных признаков клеток в ходе всего онтогенеза листа была детально изучена только у одного растения — *Populus deltoides* (Васильев, 1997; Васильев, Муравник, 1997а, б). Данные, опубликованные другими авторами, касаются в основном парциального объема компонентов клеток зрелого листа (Hajibagher et al., 1984; Valles et al., 1984; Gibeaut, Thomson, 1989; Winter et al., 1993, 1994, и др.). В статье W. R. Fagerberg (1984) приведены данные о парциальном и абсолютном объемах, а также числе клеточных компонентов и площади мембран пластид и митохондрий палисадного мезофилла на 3 стадиях развития листа (деления, растяжения, зрелости) *Helianthus annuus*. Y. Liu и N. Dengler (1994) провели сравнительный анализ динамики ряда количественных признаков (число хлоропластов, митохондрий и пероксисом на срез клетки и индивидуальная площадь среза этих органелл, число тилакоидов в гранах, парциальный объем вакуолей и др.) клеток мезофилла и обкладки проводящих пучков *Atriplex rosea* на 8 стадиях внепочечного роста листа. В работе J. Forde, M. W. Steer (1976) определена площадь поверхности мембран всех компонентов клетки мезофилла *Cucumis sativus* на 6 стадиях внепочечного роста листа в связи с липидным составом мембран. В книге Н. В. Ладановой и В. В. Тужилкиной (1992) представлены данные о динамике ряда количественных признаков ультраструктуры клеток мезофилла в ходе онтогенеза хвои *Picea obovata*, однако в таком виде, который в большинстве случаев не позволяет проводить сравнительный анализ как с полученными нами данными, так и с данными других исследователей.

Следует отметить, что гистогенез листа *Arabidopsis thaliana* на светооптическом уровне был изучен ранее (Pyke et al., 1991; Telfer, Poethig, 1994).

Материал и методика

Материалом служил 4-й лист растений *Arabidopsis thaliana*, выращенных в естественных условиях из семян местной популяции (Ленинградская обл.). Клетки палисадного мезофилла изучали на 3 стадиях развития: растяжения (листья 3 мм дл., площадь пластинки 20 мм^2, 20-й день после посева), зрелости (сразу после завершения роста, 20 мм дл., площадь пластинки 200 мм^2, 29-й день, фаза цветения) и старения (в желтых листьях). Для исследования брали участки листовой пластинки из ее средней части у 14 образцов. Условия произрастания, а также методики подготовки материала и стереологии описаны ранее (Васильев, Муравник, 1997а; Васильев, 2000). Отличия состояли в том, что парциальный объем клеточной оболочки, цитоплазмы, ядра и вакуолей определяли на негативах с увеличением 1000—4000, применяя компьютерную программу анализа изображений Image Tool, а число органелл на срезе клетки подсчитывали непосредственно на экране электронного микроскопа при увеличении 10 000—20 000. Линейные размеры клеток и органелл определяли на фотоотпечатках. На основании средних линейных размеров и в соответствии с формой органелл вычисляли их объем. Объем клеток, митохондрий и хлоропластов на стадии клеточного растяжения определяли по формуле объема эллипсоида, хлоропластов на стадии зрелого листа — по формуле объема плосковыпуклой линзы, хромопластов желтых листьев — объема шара; диктиосомы по форме приравнивали к цилиндру, пероксисомы — к шару. Число рибосом в 1 мкм^3 цитозоля подсчитывали по формуле $N_V = N_S/D$ (Steer, 1981), где N_S — число рибосом на 1 мкм^2, а D — диаметр 1 рибосомы (0.02 мкм). Число биологических повторностей (блоков) варьировало от 5 до 10. В таблицах для каждого варианта представлены средние арифметические из 20—35 повторностей (клеток) и ошибки среднего арифметического для 95%-ного уровня значимости.

Результаты

Как видно на поперечном срезе (табл. I, *а*), клетки палисадного мезофилла, закончившего рост 4-го листа резушки, имеют форму, не совсем отвечающую своему названию: их ширина, очертания и ориентация по отношению к эпидерме варьируют (площадь среза от 2000 до 6500 мкм^2, средние размеры составляют 82.5 × 33.7 мкм, отношение длины к ширине всего 2.4 по сравнению с 3 в примордии перед его развертыванием). Межклетники в палисадной ткани крупные и неправильной формы. Губчатый мезофилл состоит из 3—4 слоев клеток, еще более варьирующих по размеру, чем клетки палисады, причем клетки верхнего слоя могут напоминать клетки палисады. Для клеток верхней и нижней эпидермы также характерно широкое варьирование размеров.

На стадии растяжения экземпляры 4-го листа на поперечном срезе (табл. I, *б*) в 2 раза тоньше (110 мкм), чем экземпляры закончивших рост листьев, однако все слои клеток в них уже полностью сформированы, довольно компактно сложены. Клетки палисады по площади среза (145—400 мкм^2) в 15 раз мельче, чем в зрелом листе.

Динамика количественных ультраструктурных показателей клеток палисадного мезофилла на 4-й (или 5-й) стадии формирования листа приводится в таблицах 1—8. При этом данные по первым 2 стадиям (закладки листа и начала роста пластинки) взяты из предыдущей работы (Васильев, 2000).

Стадия растяжения клеток. Одной из основных особенностей процесса дифференциации клеток на описываемой стадии являются образование и разрастание центральной вакуоли. По сравнению со стадией деления парциальный объем вакуолей возрастает в 7 раз, а сопоставление абсолютных значений указывает на 40-кратный прирост общего объема вакуолей при 5.6-кратном приросте объема клетки (табл. 1, 2). Увеличение доли вакуома происходит за счет соответствующего сокра-

ТАБЛИЦА 1

Динамика парциального объема компонентов клеток (%)

Компоненты клетки	Стадия развития			
	1	2	3	4
Оболочка	5.1 ± 0.2	5.4 ± 0.5	3.1 ± 0.1	2.2 ± 0.1
Вакуоли	3.6 ± 0.4	5.8 ± 1.4	41.1 ± 2.7	82.1 ± 1.7
Ядро	24.8 ± 1.3	18.3 ± 2.6	5.4 ± 0.9	0.1 ± 0.01
Цитоплазма	66.5 ± 0.8	70.5 ± 2.6	50.4 ± 2.0	15.6 ± 1.6
Пластиды	5.6 ± 0.4	17.4 ± 1.2	22.2 ± 1.2	10.5 ± 1.0
Митохондрии	6.8 ± 0.4	5.1 ± 0.5	4.3 ± 0.4	1.5 ± 0.2
Пероксисомы	0.05 ± 0.01	0.1 ± 0.03	1.4 ± 0.4	1.3 ± 0.3
Диктиосомы	0.5 ± 0.02	0.5 ± 0.1	0.8 ± 0.2	0.02 ± 0.01
Ретикулум	0.7 ± 0.03	0.5 ± 0.1	0.6 ± 0.2	0.1 ± 0.02
Цитозоль	52.9 ± 0.6	46.9 ± 2.1	21.1 ± 0.5	2.2 ± 0.1

Примечание к табл. 1—8. Стадии: 1 — закладки листа, 2 — деления клеток, 3 — растяжения клеток, 4 — зрелости.

ТАБЛИЦА 2

Динамика объема компонентов клеток (мкм^3)

Компоненты клетки	Стадия развития			
	1	2	3	4
Клетка	151	152	846	49030
Оболочка	7.7	8.2	26.2	1079
Вакуоли	5.4	8.8	347.7	40254
Ядро	37.5	27.8	45.7	39
Цитоплазма	100.4	107.2	426.4	7658
Пластиды	8.5	26.3	187.8	5148
Митохондрии	10.3	7.8	36.3	735
Пероксисомы	0.1	0.1	11.8	637
Диктиосомы	0.8	0.8	6.8	10
Ретикулум	1.1	0.8	5.1	49
Цитозоль	79.7	71.4	178.6	1079

ТАБЛИЦА 3

Динамика числа органелл в клетках

Компоненты клетки	Число органелл	Стадия развития			
		1	2	3	4
Пластиды	На срезе клетки	2.1 ± 0.4	3.8 ± 0.5	7.9 ± 0.4	25.1 ± 2.8
	В целой клетке	7	10	11	156
Митохондрии	На срезе клетки	7.7 ± 0.8	6.2 ± 0.9	9.0 ± 1.2	37.8 ± 7.2
	В целой клетке	54	45	37	461
Пероксисомы	На срезе клетки	0.2 ± 0.2	0.3 ± 0.2	2.3 ± 0.4	8.0 ± 2.1
	В целой клетке	2	3	10	50
Диктиосомы	На срезе клетки	1.7 ± 0.1	1.1 ± 0.3	2.2 ± 0.3	3.8 ± 0.6
	В целой клетке	10	7	6	27

ТАБЛИЦА 4

Динамика линейных размеров органелл (мкм)

Компоненты клетки	Размер органелл	Стадия развития				
		1	2	3	4	5
Пластиды	Больший	1.4 ± 0.07	1.9 ± 0.13	4.5 ± 0.43	6.5 ± 0.23	1.8 ± 0.17
	Меньший	0.5 ± 0.01	0.8 ± 0.04	1.5 ± 0.05	1.8 ± 0.07	1.4 ± 0.13
Митохондрии	Больший	0.9 ± 0.01	0.8 ± 0.10	0.7 ± 0.05	0.8 ± 0.03	0.5 ± 0.06
	Меньший	0.5 ± 0.01	0.5 ± 0.02	0.3 ± 0.02	0.5 ± 0.02	0.3 ± 0.04
Пероксисомы	Больший	0.5 ± 0.02	0.5 ± 0.10	0.8 ± 0.02	1.2 ± 0.09	0.6 ± 0.20
	Меньший	0.2 ± 0.03	0.2 ± 0.03	0.7 ± 0.08	0.9 ± 0.06	0.3 ± 0.05
Диктиосомы	Больший	0.7 ± 0.01	0.5 ± 0.02	0.7 ± 0.01	0.5 ± 0.06	0.3 ± 0.01
	Меньший	0.1 ± 0.01	0.2 ± 0.01	0.1 ± 0.01	0.1 ± 0.02	0.1 ± 0.01

Примечание к табл. 4, 5. 5 — стадия старения (желтые листья).

ТАБЛИЦА 5

Динамика индивидуального объема органелл (мкм^3)

Компоненты клетки	Стадия развития				
	1	2	3	4	5
Пластиды	0.48	1.51	13.2	32.9	2.4
Митохондрии	0.21	0.17	0.08	0.17	0.04
Пероксисомы	0.02	0.03	0.22	0.52	0.06
Диктиосомы	0.04	0.04	0.04	0.03	0.01

щения доли цитозоля, ядра и оболочки. Однако абсолютные значения объема цитозоля и других цитоплазматических компонентов, а также оболочки возрастают в соответствии с увеличением размера клеток. При этом более всего (в 118 раз!) нарастает объем пероксисом, значительно меньше — диктиосом (8.5), хлоропластов (7.1), эндоплазматического ретикулума (6.3), митохондрий (4.6) и оболочки (в 3.2 раза), толщина которой (в среднем 0.16 мкм) по сравнению с предыдущей стадией значительно возрастает. Объем цитозоля, являющегося аппаратом синтеза конституционных белков в клетке, увеличивается в 2.5 раза (табл. 2); толщина слоя его в промежутках между органеллами довольно большая (около 0.5 мкм). Концент-

ТАБЛИЦА 6

Динамика площади поверхности внутренних мембран пластид и митохондрий (мкм^2)

Компоненты клетки	Площадь мембран	Стадия развития			
		1	2	3	4
Пластиды	В 1 мкм^3	5.1 ± 1.1	24.4 ± 1.4	44.1 ± 3.4	53.7 ± 1.7
	В 1 пластиде	3.2	79.8	489.8	1413
	Во всей клетке	39	798	5386	220488
Митохондрии	В 1 мкм^3	18.5 ± 1.1	15.4 ± 1.7	31.4 ± 2.2	28.4 ± 1.5
	В 1 митохондрии	3.4	3.1	2.5	4.8
	Во всей клетке	180	139	92.9	2256

рация свободных рибосом в цитозоле несколько (в 1.4 раза) сокращается (табл. 8). Кортикальные микротрубочки на этой стадии перестают выявляться.

В соответствии со специализацией мезофилла продолжают расти не только абсолютный (табл. 2), но и парциальный (табл. 1) объемы хлоропластов, и в особенности пероксисом. В то же время для митохондрий, диктиосом и эндоплазматического ретикулума, как и для цитозоля, достоверно увеличивается только абсолютный объем. Уже на этой стадии доля пластид несколько превышает долю цитозоля — абсолютно преобладающего компонента клетки во время внутрипочечного роста. В то же время число хлоропластов на клетку, как и число митохондрий и диктиосом, остается стабильным со стадии апикальной меристемы. Лишь пероксисомы, ставшие почти сферическими, растут как в числе (табл. 3), так и в размерах (табл. 4) и уже на этой стадии почти в 3 раза превышают по объему митохондрии (табл. 5). С ними, а также с хлоропластами пероксисомы образуют мембранные контакты.

Хлоропласты, имеющие преимущественно эллипсоидную форму и располагающиеся по всей внутренней поверхности клетки почти без промежутков (часто даже налегая краями друг на друга), уже содержат вполне развитую тилакоидную систему, площадь мембран которой на пластиду по сравнению с предыдущей стадией возрастает более чем в 6 раз (табл. 6). Это происходит почти целиком за счет увеличения числа (но не высоты) гран, доля которых увеличивается более чем в 5 раз, а число на пластиду — в 10 (табл. 7). Резко (в 14 раз) в хлоропластах увеличивается крахмалонакопление — свидетельство происходящего интенсивного фотосинтеза. Более чем в 4.5 раза возрастает число пластоглобул на хлоропласт, однако размер их остается прежним. Указанные изменения связаны с ростом размеров пластид (табл. 4, 5), индивидуальный объем которых увеличивается в 8.7 раза. Эти органеллы часто образуют чашевидные инвагинации и длинные краевые выросты.

Митохондрии на описываемой стадии характеризуются ортодоксальной конфигурацией и разнообразной, часто неправильной формой (табл. II, *а, в*). По сравнению с предыдущей стадией они имеют в 2 раза более развитую систему крист, протяженность которых в 1 мкм^3 лишь в 1.4 раза меньше, чем протяженность тилакоидных мембран хлоропластов (табл. 8). Однако в отличие от пластид размеры митохондрий уменьшаются (табл. 4, 5).

Степень развития эндоплазматического ретикулума мало изменяется (табл. 1), он по-прежнему представлен редкими одиночными гранулярными цистернами. В то же время аппарат Гольджи выглядит по-иному, чем на предыдущих стадиях: диктиосомы, число (табл. 3) и величина (табл. 4, 5) которых остаются стабильными, продуцируют теперь крупные (0.22 мкм в диам.) секреторные пузырьки с фибриллярным содержимым. Цистерны диктиосом часто завернуты по направлению к *цис*-стороне.

Стадии зрелости и старения. Средний объем 1 палисадной клетки в закончившем рост листе увеличивается в 58 раз по сравнению с растягивающимися клетками растущего листа (табл. 2). Это происходит главным образом за счет дальнейшего разрастания вакуолей (почти исключительно центральной вакуоли), которые по объему в 4.6 раза превышают все остальные клеточные компоненты, вместе взятые (табл. 2). В увеличение объема клетки определенный вклад (хотя и значительно меньший, чем вакуоль) вносят и другие компоненты клетки, за исключением ядра. Последнее сохраняет практически одинаковый объем в ходе роста листа, в результате чего доля, занимаемая им в клетке, постепенно уменьшается: в закончившем рост листе ядро становится минорным компонентом, уступая по объему (более чем в 20 раз) даже очень тонкой (в среднем 0.18 мкм) клеточной оболочке (табл. 1).

Из цитоплазматических компонентов в абсолютном выражении более всего увеличивается объем хлоропластов, который в закончившем рост листе более чем в 2 раза превышает объем всех других органелл и цитозоля, вместе взятых (табл. 2), что отражает специализацию клетки. Увеличение общего объема хлоропластов происходит в основном за счет многократного (в 14 раз) увеличения их числа (табл. 3) и в меньшей степени — индивидуального объема (в 2.5 раза) (табл. 5). На 2-м месте

ТАБЛИЦА 7

Динамика количественных показателей структуры пластид

Параметр		Стадии			
		1	2	3	4
		Парциальный объем компонентов пластид (%)			
Оболочка		8.4 ± 0.5	8.4 ± 0.7	2.9 ± 0.2	3.0 ± 0.2
Граны		0	2.6 ± 0.6	13.8 ± 1.1	18.8 ± 0.7
Спаренные тилакоиды		1.0 ± 0.2	4.9 ± 1.1	4.2 ± 0.5	1.4 ± 0.2
Одиночные тилакоиды		2.6 ± 0.4	4.9 ± 0.6	3.1 ± 0.4	2.5 ± 0.2
Периферический ретикулум		0.2 ± 0.1	0.5 ± 0.2	0.2 ± 0.1	0.3 ± 0.1
Пластоглобулы		0.4 ± 0.1	0.4 ± 0.1	0.7 ± 0.3	3.8 ± 0.3
Крахмальные зерна		0	0.6 ± 0.3	8.5 ± 1.1	10.6 ± 1.5
Строма		87.4 ± 1.2	77.7 ± 1.5	66.6 ± 1.3	59.6 ± 1.1
		Число на срез и размер (мкм) компонентов пластид			
Граны	*n*	0	1.84 ± 0.68	22.20 ± 2.30	39.03 ± 2.57
	d	0	0.45 ± 0.04	0.41 ± 0.02	0.39 ± 0.01
Спаренные тилакоиды	*n*	0.86 ± 0.12	3.23 ± 0.76	6.80 ± 0.64	9.20 ± 0.80
	d	0.15 ± 0.01	0.38 ± 0.03	0.44 ± 0.04	0.48 ± 0.02
Одиночные тилакоиды	*n*	1.15 ± 0.10	0.37 ± 0.09	15.73 ± 2.21	34.32 ± 2.82
	d	0.42 ± 0.06	0.45 ± 0.04	0.25 ± 0.02	0.30 ± 0.02
Крахмальные зерна	*n*	0	0.17 ± 0.04	1.90 ± 0.27	2.22 ± 0.21
	d	0	0.35 ± 0.04	0.76 ± 0.04x	1.28 ± 0.06x
			0.25 ± 0.04	0.36 ± 0.02	0.53 ± 0.03
Пластоглобулы	*n*	0.93 ± 0.25	1.76 ± 0.59	12.15 ± 1.15	13.68 ± 0.93
	d	0.06 ± 0.002	0.06 ± 0.001	0.05 ± 0.002	0.21 ± 0.01
		Число и объем (мкм^3) компонентов на пластиду			
Граны	*n*	0	10	121	143
	V	0	0.08	1.82	6.19
Спаренные тилакоиды	*n*	10	43	37	49
	V	0.006	0.16	0.55	0.46
Одиночные тилакоиды	*n*	8	67	153	266
	V	0.016	0.16	0.41	0.82
Крахмальные зерна	*n*	0	2	8	4
	V	0	0.02	1.12	3.49
Пластоглобулы	*n*	19	115	526	134
	V	0.002	0.013	0.092	1.25
		Число и объем (мкм^3) компонентов на клетку			
Граны	*n*	0	109	1330	22300
	V	0	0.9	20.0	965.6
Спаренные тилакоиды	*n*	126	476	405	7640
	V	0.08	1.8	6.1	71.8
Одиночные тилакоиды	*n*	100	735	1680	41500
	V	0.20	1.8	4.5	127.9
Крахмальные зерна	*n*	0	19	90	620
	V	0	0.2	12.3	544.4
Пластоглобулы	*n*	260	1270	5786	20900
	V	0.03	0.1	1.0	195.0

Примечание: *n* — число, *d* — диаметр, *V* — объем компонентов пластид.

ТАБЛИЦА 8

Динамика плотности распределения цитоплазматических рибосом

Число рибосом в цитозоле	Стадия развития			
	1	2	3	4
В 1 мкм^2	970 ± 36	1400 ± 58	970 ± 98	648 ± 19
В 1 мкм^3	48500	70000	48500	32400
Во всей клетке	3865000	4998000	8662000	34960000

по абсолютному приросту находится цитозоль (табл. 2), тем не менее толщина его слоя резко сокращается, и в местах клетки, где нет органелл, тонопласт располагается близко к плазмалемме. Плотность распределения рибосом в цитозоле падает до минимума (табл. 8), уменьшаясь в 1.5 раза по сравнению с предыдущей стадией. 3-е место занимают митохондрии, которые на этой стадии увеличились в основном в числе (в 12.4 раза) (табл. 3). Почти догнали митохондрии по объему в клетке органеллы фотодыхания — пероксисомы (табл. 2). При этом по сравнению с предыдущей стадией данный показатель у митохондрий увеличился в 20 раз, пероксисом — в 53. Опережающий пластиды и митохондрии прирост пероксисом происходит за счет как роста (табл. 4, 5), так и в особенности репликации (табл. 3) органелл.

Хлоропласты (основные органеллы мезофилла) располагаются в 1 слой почти без промежутков вдоль боковой поверхности клеток, оставляя практически лишенными их верхнюю и нижнюю периклинальные стенки (см. табл. I, *а*). Форма хлоропластов в этой стадии напоминает плосковыпуклую линзу, плоской стороной обращенную к клеточной оболочке. Чашевидные инвагинации и выросты хлоропластов на этой стадии почти не встречаются. Степень развития тилакоидной системы достигает максимального значения (табл. 6, 7), тем не менее даже в зрелых хлоропластах она не составляет и четверти объема органеллы, в которой преобладает строма. Прирост тилакоидов происходит главным образом за счет увеличения числа гран, в меньшей степени — числа одиночных тилакоидов; объем и число спаренных тилакоидов даже сокращаются. В зрелой пластиде объем гран почти в 5 раз превосходит объем одиночных и спаренных тилакоидов, вместе взятых. При этом диаметр этих 3 компонентов тилакоидной системы остается относительно постоянным, мало увеличивается и высота гран. Периферический пластидный ретикулум по-прежнему находится в зачаточном состоянии. Часть пластидной стромы, обращенная к плазмалемме, лишена тилакоидов (табл. II, *б*). Характерной особенностью пластид зрелых листьев является отложение в них крахмальных зерен и многочисленных пластоглобул, диаметр которых возрастает по сравнению с растущими листьями (табл. 6).

Митохондрии приобретают более правильную, округлую или овальную на срезе форму и конденсированную конфигурацию (табл. II, *г*). Плотность распределения крист в них достоверно не меняется (табл. 7).

В отличие от других органелл цитоплазмы парциальный объем эндоплазматического ретикулума, и в особенности диктиосом, по сравнению с предыдущей стадией резко снижается: в 6 и 40 раз соответственно (табл. 1). Значительно уменьшается диаметр диктиосомных цистерн (табл. 4), исчезают фибриллярные пузырьки. И хотя число диктиосом на клетку возрастает, этот прирост по сравнению с другими органеллами минимален (табл. 3).

Для стадии старения листа характерно уменьшение величины органелл (табл. 4, 5). Так, на заключительном этапе старения (в желтом листе) по сравнению с закончившим рост листом индивидуальный объем пластид, превратившихся в хромопласты (геронтопласты), в клетках палисадного мезофилла сокращается в 13.7 раз, пероксисом — в 8.7, митохондрий — в 4.2, диктиосом — в 3 раза. Резким изменениям подвергаются форма и структура пластид. Они округляются, их тилакоидная система подвергается редукции, крахмальные зерна исчезают. Парциальный объем всех тилакоидов в пластидах клеток желтых листьев составляет всего 2.8 ± 0.1 % против 23 % в клетках закончивших рост листьев; напротив, доля пластоглобул резко возрастает (с 3.8 до 63.3 ± 4.1 %) и они становятся преобладающим компонентом пластиды. Доля пластидной стромы сокращается с 59.6 до 30.2 %. В то же время величина и число глобул на пластиду (средний диаметр 0.25 ± 0.01 мкм против 0.21 мкм и число 101 против 130) существенно не изменяются. Митохондрии приобретают ортодоксальную конфигурацию, степень развития крист в них не изменяется.

Обсуждение

Arabidopsis thaliana является миниатюрным растением и имеет мелкие розеточные листья мезоморфной анатомии, однако их палисадный мезофилл отличается крупноклеточностью. Средний объем 1 палисадной клетки у этого растения в 25 раз больше, чем у *Populus deltoides* (Васильев, Муравник, 1997б), и в 2—11 раз больше, чем у 84 из 94 изученных видов растений Восточного Памира (Кондрачук, 1999). Из исследованных А. Т. Мокроносовым (1981) 350 видов и сортов семенных растений более крупные (со средним объемом более 50 000 мкм^3), чем у *Arabidopsis thaliana*, палисадные клетки обнаружены лишь у 76 видов. Важно отметить, что у исследованного нами вида крупноклеточный мезофилл сочетается с мелкоклеточной и малоклеточной апикальной меристемой (Васильев, 2000). По сравнению с клетками листового бугорка в ходе дифференциации палисадных клеток объем их увеличивается в 322 раза (у *Populus deltoides* всего в 5.7). Образование крупных фотосинтезирующих клеток из мелких клеток миниатюрной апикальной меристемы мелкого растения (*Arabidopsis thaliana*) находится в соответствии с принципом направленности метаболизма на производство диаспор и экономии затрат на образование вегетативного тела растения; в первую очередь экономится энергия на такие энергоемкие процессы, как деление клетки и образование клеточной оболочки.

Другая особенность закончивших рост клеток мезофилла *Arabidopsis thaliana* — их очень сильная вакуолизация (82 % объема клетки), такая же как и в кортикальной хлоренхиме *Echinocereus engelmannii* (Mauseth, 1981). При этом в ходе дифференциации объем вакуолей на клетку увеличивается в 7500 раз. Для сравнения: парциальный объем вакуолей в клетках мезофилла листа составляет 68 % у *Spinacia oleracea* (Winter et al., 1994), 64 — у *Triticum aestivum* (Valles et al., 1984), 62 — у *Suaeda maritima* (Hajibagher et al., 1984), 61 — у *Hordeum vulgare* (Winter et al., 1993), 58 — у *Atriplex rosea* (Liu, Dengler, 1994), 55 — у *Helianthus annuus* (Fagerberg, 1984), 48 — у *Populus deltoides* (Васильев, Муравник, 1997б) и 42 % — у *Peperomia obtusifolia* (Gibeaut, Thomson, 1989). Приведенные данные позволяют сопоставлять мезофилл *Arabidopsis thaliana* с паренхимой суккулентных растений.

Парциальный объем цитозоля в клетках палисады закончивших рост листьев *Arabidopsis thaliana* (14 %) имеет довольно высокое значение для мезофилла исследованных растений, близкое к таковому у *Suaeda maritima*, — 15.5 % (Hajibagher et al., 1984) и *Populus deltoides* — 15.4 % (Васильев, Муравник, 1997б). Для сравнения: у *Spinacia oleracea* он занимает всего 5.4 % (Winter et al., 1994), у *Triticum aestivum* — 8.9 (Valles et al., 1984), у *Hordeum vulgare* — 9.7 (Winter et al., 1993), у *Helianthus annuus* — 11.8 % (Fagerberg, 1984). При этом относительный объем этого компонента у *Arabidopsis thaliana, Populus deltoides, Suaeda maritima* в процессе дифференциации прогрессивно уменьшается, однако абсолютный объем в ходе внепочечного роста листа *A. thaliana* значительно (в 15 раз) возрастает, т. е. основное количество цитозоля (почти 93 %) образуется на завершающей стадии роста. Новообразование цитозоля у *Populus deltoides* в резком контрасте с *A. thaliana* прекращается на стадии деления клеток листа, и в закончивших рост листьях абсолютный его объем на клетку сокращается, составляя всего 74 % от максимального. Расчеты, приведенные нами по данным, представленным в статье W. Fagerberg (1984), показали, что у *Helianthus annuus* после завершения деления клеток палисады (как и у *Arabidopsis thaliana*) происходит новообразование цитозоля, однако объем его возрастает незначительно (всего в 2 раза).

Наибольшая частота встречаемости рибосом (70 000 в 1 мкм^3 цитозоля) у *Arabidopsis thaliana* характеризует стадию клеточных делений, однако абсолютный объем цитозоля в это время очень небольшой. В зрелых же листьях рибосомы встречаются в 1 мкм^3 цитозоля в 2 раза реже, но общее их число в клетке превышает этот показатель в делящихся клетках в 7 раз, что объясняется максимальным абсолютным объемом цитозоля в закончившей рост клетке.

Хлоропласты у *Arabidopsis thaliana* занимают довольно небольшой объем в клетке (10.5 %) по сравнению с парциальным объемом хлоропластов в менее вакуолизированных палисадных клетках закончивших рост листьев *Populus deltoides* (23.1 %) (Васильев, Муравник, 1997б), *Hordeum vulgare* (27.8 %) (Winter et al., 1993), *Helianthus annuus* (41.8 %) (Fagerberg, 1984). Известно, что у большинства видов растений парциальный объем составляет 5—15 %, однако у многих древесных растений он превышает 20 %, а у ксерофитов достигает 60—80 % (Мокроносов, 1981).

Однако, как показывают проведенные нами расчеты по данным, имеющимся для ряда растений, значения объема хлоропластов по отношению к объему цитоплазмы у них довольно близки: резушка — 67 %, подсолнечник — 70 (Fagerberg, 1984), ячмень — 71 (Winter et al., 1993), сведа — 71 (Hajibagher et al., 1984), шпинат — 80 (Winter et al., 1994), тополь — 56 % (Васильев, Муравник, 1997б).

Характерная особенность клеток палисадного мезофилла закончивших рост листьев *Arabidopsis thaliana* — очень большое (в среднем 156) число хлоропластов. Близкое среднее число (121) установлено путем прямого подсчета пластид под световым микроскопом в мацерированных клетках мезофилла у растений этого вида (экотип Landsberg erecta), выращиваемых в контролируемых условиях (Pyke, Leech, 1992, 1994). По данным А. Т. Мокроносова (1981), исследовавшего листья 350 видов растений, по 150 и более хлоропластов насчитывается в клетках 2 % видов, а 45 % видов содержат 10—30 пластид. При этом, согласно установленной автором среднестатистической положительной зависимости числа хлоропластов от объема клетки (14 пластид на 10 000 мкм^3), в 1 клетке мезофилла *Arabidopsis thaliana*, имеющей средний объем 50 000 мкм^3, должно содержаться всего 90 этих органелл, а не 156, как установлено в настоящей работе.

Хотя для большинства исследованных видов отмечена обратная зависимость между числом хлоропластов в клетке и их величиной, у *Arabidopsis thaliana* большое число хлоропластов сочетается с их средними размерами. По данным Мокроносова (1981), у около половины из изученных им 350 видов объем одного хлоропласта составляет от 30 до 60 мкм^3, у *Arabidopsis thaliana*, по нашим данным, — 32.9. Клетки *Populus deltoides* содержат в 10 раз меньшее число хлоропластов, чем клетки *Arabidopsis thaliana*, хлоропласты их мельче.

Несмотря на обилие пластид в зрелых клетках и увеличение в 2.5 раза индивидуального объема органелл по сравнению со стадией растяжения листа, их парциальный объем сокращается более чем в 2 раза, что связано с преимущественным увеличением объема вакуолей. Почти все хлоропласты (145 из 156) в клетке *Arabidopsis thaliana* образуются после того, как она перестала делиться; на всех предыдущих стадиях (начиная со стадии апикальной меристемы) среднее число пластид на клетку сохраняется относительно постоянным — указание на то, что частота репликации пластид в клетке совпадала с частотой митозов. Полученные нами данные согласуются с результатами E. J. Robertson et al. (1996), показавшими, что пик деления хлоропластов (25 % от их числа) наблюдается в листе со средней площадью клеток мезофилла 1000 мкм^2, т. е. сразу после анализируемой нами стадии растяжения растущего листа.

В растущих путем растяжения клетках мезофилла семядолей *Arabidopsis thaliana* увеличение (незначительное по сравнению с листьями — с 4 до 30) среднего числа хлоропластов происходит лишь в течение первых 60 ч после набухания (Mansfield, Briarty, 1996). Увеличение числа хлоропластов на клетку только после прекращения клеточных делений в листе обнаружено также у *Populus tremula* (Цельникер, Май, 1979), *Spinacia oleracea* (Scott, Possingham, 1983) и *Helianthus annuus* (Fagerberg, 1984). У *Populus deltoides* репликация пластид прекращается одновременно с прекращением деления клеток растущего листа и на протяжении всей стадии растяжения число их остается неизменным (Васильев, Муравник, 1997б). В листе *Theobroma cacao* на стадии деления клеток число хлоропластов поддерживается постоянным (в среднем 3), на стадии роста растяжением деление пластид прекращается, в результате чего среднее число хлоропластов на клетку составляет 3 на всех стадиях (Baker et al., 1975).

Важно подчеркнуть, что у *Arabidopsis thaliana* в основном делятся не ювенильные пластиды, а практически полностью дифференцированные, фотосинтетически активные хлоропласты с гранами, число и величина которых впоследствии почти не увеличиваются. При этом на стадии деления клетки в хлоропластах происходит опережающий рост числа гран (мест локализации фотосистемы II), а затем больше увеличивается число межгранных тилакоидов (мест локализации фотосистемы I). Отношение протяженности контактирующих друг с другом (в гранах) мембран тилакоидов к протяженности неконтактирующих мембран на срезе хлоропласта закончившей рост клетки составляет 2.1. По структуре тилакоидной системы хлоропласты *Arabidopsis thaliana* относятся к световому типу (Гамалей, Куликов, 1978; Lichtenthaler et al., 1981): тилакоидная система довольно слабо развита и содержит большое число мелких (по диаметру и числу тилакоидов) гран. Если у светолюбивых древесных видов *Populus deltoides* и *Fraxinus ornus* парциальный объем тилакоидов в хлоропластах составляет 30 и 55 % соответственно, то у *Arabidopsis thaliana* он равен всего 23 %. Подобно *Populus deltoides* периферический пластидный ретикулум находится у *A. thaliana* в зачаточном состоянии, не изменяясь в зависимости от стадии развития.

Одной из особенностей динамики хлоропластов *A. thaliana* являются появление крахмальных зерен в них одновременно с появлением гран в примордиях и последующее параллельное (но не столь значительное) нарастание их числа и объема на клетку. В отличие от крахмальных зерен пластоглобулы содержатся уже в пластидах клеток апикальной меристемы. Их парциальный объем и величина остаются постоянными до перехода листа к стадии растяжения. Однако число их на хлоропласт в это время прогрессивно растет (в 27.7 раза). На завершающей стадии роста листа объем глобул на пластиду резко (в 13.6 раза) возрастает и увеличивается их диаметр, но число, напротив, сокращается (в 4 раза) — указание на то, что на этой стадии они сливаются друг с другом. Аналогичная динамика пластоглобул была обнаружена в клетках *Populus deltoides* (Васильев, Муравник, 1997б). Важно подчеркнуть, что накопление материала пластоглобул идет параллельно с наращиванием фотосинтезирующих мембран в клетке, и, таким образом, эти 2 процесса не связаны друг с другом.

Образование чашевидных инвагинаций и выростов пластид в клетках *Arabidopsis thaliana* на стадии растяжения приводит к увеличению соотношения площади поверхности хлоропластов к их объему, что позволяет интенсифицировать обмен метаболитами на стадии роста пластид и формирования в них тилакоидной системы.

В отличие от хлоропластов, парциальный объем которых в клетке в ходе роста листа увеличивается и сокращается лишь на завершающей стадии, у митохондрий этот показатель постоянно снижается, особенно сильно (в 3 раза) в конце роста листа. В то же время подобно хлоропластам основное число митохондрий (90 %) в клетках палисадного мезофилла образуется также на завершающей стадии. На всех предыдущих стадиях оно достоверно не меняется, оставаясь практически таким же, как и в клетках апикальной меристемы. У *Populus deltoides* после заложения листа частота репликации митохондрий по сравнению с частотой клеточных делений резко падает, в результате число их на клетку снижается в 4 раза. После прекращения делений репликация, как и у *Arabidopsis thaliana*, продолжается, однако окончательное число этих органелл не превышает таковое в клетках апикальной меристемы (Васильев, Муравник, 1997б) и составляет всего 25 % от числа митохондрий в одной клетке мезофилла *A. thaliana.*

Величина митохондрий мало изменяется в ходе онтогенеза листа, достоверно уменьшаясь лишь на стадиях растяжения (вероятно, в связи с ускоренной репликацией органелл) и последней стадии старения листа. Плотность распределения крист увеличивается начиная со стадии растяжения, достигая максимума в митохондриях листьев, закончивших рост. У *Populus deltoides* митохондрии прогрессивно увеличиваются в размерах в анаболический период онтогенеза листа и уменьшаются в катаболический (при старении).

Площадь поверхности внутренних мембран пластид и митохондрий в 1 мкм^3 объема органеллы в промежутке между меристематической стадией и стадией окончания роста листа *Arabidopsis thaliana* у пластид увеличивается в 10 раз, у митохондрий — в 1.5. У *Populus deltoides* в ходе внепочечного роста плотность распределения крист остается величиной постоянной (Васильев, Муравник, 1997б). У *A. thaliana* в пересчете на индивидуальный объем органеллы различия в площадях поверхности внутренних мембран между хлоропластами и митохондриями становятся еще более очевидными (в 440 раз увеличивается площадь мембран в одном хлоропласте и только в 1.4 раза в одной митохондрии). В результате в закончившем рост листе площадь тилакоидных мембран хлоропластов превышает таковую внутренних мембран митохондрий почти в 100 раз. Если рассчитать этот показатель исходя из опубликованных данных, то для клеток мезофилла *Helianthus annuus* он составит 35.3 (Fagerberg, 1984), *Cucumis sativus* — 23.4 (Forde, Steer, 1976).

Специфическим для *Arabidopsis thaliana* качественным признаком ультраструктуры митохондрий является их конденсированная конфигурация, контрастирующая с ортодоксальной конфигурацией, характерной для клеток мезофилла большинства исследованных растений. Причина этого неясна. По мнению некоторых авторов (Гамалей, Пахомова, 2000), конденсированные митохондрии (а также хлоропласты) образуются в клетках мезофилла в конце светового дня у так называемых симпластных растений в условиях интенсивного освещения при высокой интенсивности фотосинтеза. Однако *A. thaliana* относится не к симпластным, а апопластным растениям, у которых, согласно этим авторам, в данных условиях конденсироваться должны не митохондрии и хлоропласты, а цитозоль, чего мы не наблюдали, как не наблюдали и конденсацию хлоропластов.

По сравнению с другими органеллами пероксисомы у *A. thaliana* имеют максимальную положительную динамику в ходе онтогенеза листа: по сравнению с клетками листового бугорка в закончивших рост клетках мезофилла парциальный объем пероксисом по отношению к цитоплазме вырастает в 111 раз (митохондрий — в 10, пластид — в 8), число — в 25, объем на клетку — почти в 6400 раз (пластиды — в 605, митохондрии — в 70). Парциальный объем пероксисом по отношению к цитоплазме (8.3 %) в закончивших рост клетках мезофилла почти равен таковому митохондрий (9.6), а индивидуальный объем — в 3 раза превышает его. При этом в отличие от пластид и митохондрий репликация пероксисом усиливается не в конце роста листа, а раньше, вскоре после выхода его из почки. Полученные данные, а также образование контактов пероксисом с хлоропластами и митохондриями указывают на наличие фотодыхания уже в вышедшем из почки листе. Хотя и у *Populus deltoides* пероксисомы превосходят другие органеллы по динамике, ее значения выглядят гораздо скромнее: парциальный объем увеличивается всего в 16 раз (с 0.16 до 2.5 %), объем на клетку — в 44, разница по сравнению с пластидами и митохондриями не так велика; число пероксисом достигает максимума уже в растущем листе (Васильев, Муравник, 1997б).

Эндоплазматический ретикулум (ЭР) клеток палисадного мезофилла закончивших рост листьев *Arabidopsis thaliana* наиболее слаборазвитый (а значит, и наименее активный) компонент клетки; парциальный объем его резко снижается (табл. 1).

Очень слабое развитие ЭР характерно и для *Populus deltoides*, однако его парциальный объем уменьшается уже на стадии растяжения.

Одной из характерных особенностей динамики аппарата Гольджи *A. thaliana* является максимальное значение парциального объема и диаметра диктиосом на стадии роста растяжением. К данной стадии приурочено формирование диктиосомами фибриллярных пузырьков. Эти показатели повышения активности аппарата Гольджи, очевидно, объясняются интенсификацией синтеза материала клеточной оболочки, рост которой должен ускоряться на данной стадии. В клетках закончивших рост листьев по сравнению с предыдущими стадиями аппарат Гольджи выглядит наименее активным: отсутствуют пузырьки с фибриллярным секретом, размеры и парциальный объем диктиосом минимальны. На всех стадиях диктиосомы (по крайней мере их часть) образуют транс-Гольджи ретикулум — место продукции окаймленных пузырьков с кислыми гидролазами (Robinson et al., 1998) — первичных лизосом, вероятно участвующих в локальном автолизе цитоплазмы.

В клетках палисадного мезофилла закончивших рост листьев *Arabidopsis thaliana* числа хлоропластов, митохондрий, пероксисом и диктиосом на клетку находятся в соотношении 1 : 3 : 0.3 : 0.2, у *Populus deltoides* — в соотношении 1 : 5.7 : 0.9 : 0.3 (Васильев, Муравник, 1997б), у представителей сем. *Oleaceae* (Гамалей, Куликов, 1978) — 1 : 3.5 : 1 (точные данные по диктиосомам отсутствуют, говорится только, что из более сотни снимков клеток они встретились лишь на нескольких из них). Таким образом, на один хлоропласт у *Populus deltoides* встречается почти в 2 раза больше митохондрий и в 3 раза пероксисом, чем у других растений.

Одной из характерных особенностей старения листа является уменьшение величины всех органелл клеток мезофилла, что обнаружено и у *Populus deltoides* (Васильев, 1997). При этом индивидуальный объем пластид у тополя сокращается значительно меньше (в 6.2 раза против 13.7), а остальных типов органелл — примерно в одинаковой степени. Как и у других растений, старение на ультраструктурном уровне наиболее наглядно выражается в редукции тилакоидной системы и заполнении пластид пластоглобулами, т. е. превращении хлоропластов в хромопласты. У *Arabidopsis thaliana* последний процесс связан не с накоплением материала пластоглобул, как у других растений (Васильев, 1997), а с увеличением парциального объема глобул вследствие убыли стромы и тилакоидов без достоверного увеличения их числа и/или размера. Из этого, а также из того, что глобул довольно много уже в меристематических пластидах, следует, что накопление глобул не всегда может служить индикатором старения, как считают некоторые авторы (Гамалей, Куликов, 1978). Редукция тилакоидов у *A. thaliana*, как и у *Populus deltoides*, неполная: единичные граны и одиночные тилакоиды сохраняются в клетках желтых листьев.

Таким образом, разные клеточные компоненты имеют разную динамику признаков (парциальный и абсолютный объемы, число и величина и др.) в процессе дифференциации клеток мезофилла, что отражает специализацию клетки. Так, абсолютный объем более всего увеличивается у вакуолей и пероксисом, менее всего — у цитозоля; по динамике числа органелл на первом месте находятся пероксисомы и хлоропласты, на последнем — диктиосомы; площадь внутренних мембран хлоропластов на клетку возрастает почти в 500 раз сильнее, чем площадь митохондриальных мембран.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 97-04-49612).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильев А. Е. Динамика клеточных компонентов тканей листа тополя (*Populus deltoides*) в ходе жизненного цикла. 3. Палисадный мезофилл в ходе осеннего старения листа // Цитология. 1997. Т. 39. № 9. С. 794—808.

Васильев А. Е. Динамика клеточных компонентов тканей листа *Arabidopsis thaliana* (*Brassicaceae*) в ходе дифференциации. 1. Апикальная меристема и листовые примордии // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 8. С. 68—83.

Васильев А. Е., Муравник Л. Е. Динамика клеточных компонентов тканей листа *Populus deltoides* (*Salicaceae*) в ходе жизненного цикла. 1. Апикальная меристема побега // Бот. журн. 1997а. Т. 82. № 7. С. 1—17.

Васильев А. Е., Муравник Л. Е. Динамика клеточных компонентов тканей листа *Populus deltoides* (*Salicaceae*) в ходе жизненного цикла. 2. Палисадный мезофилл в ходе роста // Бот. журн. 1997б. Т. 82. № 9. С. 1—13.

Гамалей Ю. В., Куликов Г. В. Развитие хлоренхимы листа. Л., 1978. 192 с.

Гамалей Ю. В., Пахомова М. В. Динамика транспорта и запасания углеводов в листьях растений с симпластной и апопластной загрузкой флоэмы в норме и при экспериментальных воздействиях // Физиология растений. 2000. Т. 47. № 1. С. 120—141.

Кондрачук А. В. Количественная характеристика мезофилла листа высокогорных растений Восточного Памира // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1999. 23 с.

Ладанова Н. В., Тужилкина В. В. Структурная организация и фотосинтетическая активность хвои ели сибирской. Сыктывкар, 1992. 96 с.

Мокроносов А. Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. М., 1981. 196 с.

Цельникер Ю. Л., Май В. В. Процессы роста и фотосинтетическая активность листа осины // Физиология растений. 1979. Т. 26. Вып. 5. С. 1062—1068.

Baker N. R., Hardwick K., Jones P. Biochemical and physiological aspects of leaf development in cocoa (*Theobroma cacao*). Development of chloroplast ultrastructure and carotenoids // New Phytol. 1975. Vol. 75. N 3. P. 513—518.

Fagerberg W. R. Cytological changes in palisade cells of developing sunflower leaves // Protoplasma. 1984. Vol. 119. N 1-2. P. 21—30.

Forde J., Steer M. W. The use of quantitative electron microscopy in the study of lipid composition of membranes // J. Experim. Bot. 1976. Vol. 27. N 101. P. 1137—1141.

Gibeaut D. M., Thomson W. W. Stereology of the internal structures of leaves in *Peperomia obtusifolia* and *P. scandens* // Bot. Gaz. 1989. Vol. 150. N 2. P. 115—121.

Hajibagher M. A., Hall J. L., Flowers T. J. Stereological analysis of leaf cells of the halophyte *Suaeda maritima* // J. Experim. Bot. 1984. Vol. 35. N 159. P. 1547—1557.

Lichtenthaler H. K., Buschmann C., Doll M. et al. Photosynthetic activity, chloroplast ultrastructure, and leaf characteristics of high-light and low-light plants and of sun and shade leaves // Photosynthesis Res. The Hague, 1981. Vol. 2. P. 115—141.

Liu Y., Dengler N. G. Bundle sheath and mesophyll cell differentiation in the C_4 dicotyledon *Atriplex rosea*: quantitative ultrastructure // Canad. J. Bot. 1994. Vol. 72. N 5. P. 644—657.

Mansfield S. G., Briarty L. G. The dynamics of seedling and cotyledon cell development in *Arabidopsis thaliana* during reserve mobilization // Intern. J. Plant Sci. 1996. Vol. 157. N 3. P. 280—295.

Mauseth J. D. A morphometric study of the ultrastructure of *Echinocereus engelmannii* (*Cactaceae*). III. Subapical and mature tissues // Amer. J. Bot. 1981. Vol. 68. N 4. P. 531—534.

Pyke K. A., Leech R. M. Chloroplast division and expansion are radically altered by nuclear mutations in *Arabidopsis thaliana* // Plant Physiol. 1992. Vol. 99. N 3. P. 1005—1008.

Pyke K. A., Leech R. M. A genetic analysis of chloroplast division and expansion in *Arabidopsis thaliana* // Plant Physiol. 1994. Vol. 104. N 1. P. 201—209.

Pyke K. A., Marrison J. L., Leech R. M. Temporal and spatial development of the cells of the expanding first leaf of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. // J. Experim. Bot. 1991. Vol. 42. N 244. P. 1407—1416.

Robertson E. J., Rutherford S. M., Leech R. M. Characterization of chloroplast division using the *Arabidopsis* mutant *arc5* // Plant Physiol. 1996. Vol. 112. N 2. P. 149—159.

Robinson D. G., Hinz G., Holstein S. E. H. The molecular characterization of transport vesicles // Plant Molec. Biol. 1998. Vol. 38. N 1-2. P. 49—76.

Scott N. S., Possingham J. V. Changes in chloroplast *DNA* levels during growth of spinach leaves // J. Experim. Bot. 1983. Vol. 34. N 149. P. 1756—1767.

Steer M. W. Understanding cell structure. Cambridge, 1981. 126 p.

Telfer A., Poethig R. S. Leaf development in *Arabidopsis* // *Arabidopsis*. Plainview, 1994. P. 379—401.

Valles K. L. M., Proudlove M. O., Williamson F. A. et al. Intracellular volume measurements of wheat-leaf mesophyll cells and protoplasts // Biochem. Soc. Trans. 1984. Vol. 12. N 5. P. 850—851.

Winter H., Robinson D. G., Heldt H. W. Subcellular volumes and metabolite concentrations in barley leaves // Planta. 1993. Vol. 191. N 2. P. 180—190.

Winter H., Robinson D. G., Heldt H. W. Subcellular volumes and metabolite concentrations in spinach leaves // Planta. 1994. Vol. 193. N 4. P. 530—535.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
e-mail:vas@KD1537.spb.edu

Получено 18 IV 2000

SUMMARY

Changes of more than 50 ultrastructural parameters of cells and their components in the mesophyll of growing and fully expanded leaves of *Arabidopsis thaliana* were studied as compared with the corresponding parameters of the apical meristem and leaf primordia. Some ultrastructural parameters of cells in senescent, yellow leaves were also determined. It was established that different cell components have different dynamics, as it was shown early for *Populus deltoides* (Vassilyev, Muravnik, 1997a, b). Nearly all the chloroplasts, mitochondria and cytosol are formed after the cessation of cell divisions whereas at preceding stages the number of plastids and mitochondria remains nearly constant. The specific features of mesophyll cells in *A. thaliana* are very large size of cells and their extreme vacuolation as well as very large number (156) of chloroplasts.

УДК 581.5

© В. И. Василевич, К. В. Щукина

ЧЕРНООЛЬХОВЫЕ ЛЕСА СЕВЕРО-ЗАПАДА ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

V. I. VASILEVICH, K. V. STCHUKINA. BLACK ALDER FORESTS IN NORTH-WEST OF EUROPEAN RUSSIA

Сообщества черноольховых лесов северо-запада Европейской России были разделены на 3 растительные ассоциации, характеризующиеся разной степенью увлажнения почвы. Асс. Oxalido-Alnetum встречается в мезофильных условиях, асс. Athyrio-Alnetum отличается наличием ряда гигрофильных видов и произрастает в условиях повышенного переменного увлажнения. Асс. Callo-Alnetum занимает топи, где вода стоит на поверхности в течение всего вегетационного периода. Проведено сравнение этих ассоциаций с ассоциациями черной ольхи в Центральной и Восточной Европе. Заболоченные черноольшатники сравнивались с заболоченными эвтрофными березняками. Заболоченные черноольшатники отличаются высоким постоянством ряда нитрофильных видов (*Rubus idaeus, Urtica dioica, Impatiens noli-tangere*).

Ключевые слова: черноольховые леса, классификация, северо-запад европейской части России.

Леса, древесный ярус которых образован черной ольхой *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., довольно широко распространены по всему северо-западу России, но нигде не занимают больших площадей, так как связаны со специфичными местообитаниями: подножиями склонов, притеррасной зоной пойм рек, берегами речек и озер, окраинами болот. Как правило, черноольшатники произрастают в местах с обильным проточным увлажнением, образуя одну из стадий эвтрофного заболачивания. Почвы таких черноольшатников богаты органическим веществом и азотом. Черная ольха, как и другие виды рода *Alnus*, обогащает почву азотом за счет деятельности клубеньковых бактерий (актиномицетов), поселяющихся на ее корнях. Насколько серьезно это обогащение азотом, судить трудно: данные о количестве накопленного азота отсутствуют; но обычно черная ольха не поселяется на бедных почвах.

Северная граница черноольшатников проходит по средней Карелии. Ф. С. Яковлев (1973) указывает на их наличие в заповеднике «Кивач». Нами они были найдены на восточном берегу Онежского озера, в Пудожском р-не.

Существуют не только заболоченные черноольшатники, но и леса с доминированием черной ольхи в чисто суходольных местообитаниях, с мезофильными видами в травяном ярусе. В связи с этим распространено деление черноольшатников на болотные и неболотные (Смирнова, 1928; Кузьмичев, 1992; Боч, 1993).

В данной работе использованы 140 описаний черноольховых сообществ, которые сделаны на территории Ленинградской, Псковской и Новгородской областей сотрудниками Северо-Западной экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (Т. В. Бибиковой, В. И. Василевичем, С. Г. Самбуком) в 1977—1996 гг.

Для классификации геоботанических описаний был использован полуколичественный подход с выделением флористически однородных групп геоботанических описаний (Василевич, 1995). В полном объеме этот подход осуществить не удалось из-за небольшого числа описаний в некоторых группах черноольшатников.

Предварительные группы выделялись по видам, доминирующим в травяном ярусе, причем в одну группу могли быть отнесены описания с разными, но близкими по экологии доминантами (см. таблицу). Использовать для классификации черноольховых лесов только доминантный подход сложно, так как многим сообществам свойственно содоминирование в травяном ярусе 2—3 видов. Часто 2—3 вида присутствуют с примерно равным обилием. Учитывая это обстоятельство, мы объединили в одну группу кочедыжниковые и таволговые черноольшатники, а также малиновые и крапивные. Помимо этих групп были выделены мокрые черноольховые сообщества с доминированием *Calla palustris*, *Thelypteris palustris*, *Equisetum fluviatile*, группы осоковых, кисличных и серовейниковых черноольшатников.

Имелись также единичные описания с доминированием *Equisetum pratense*, *Geum rivale*, *Deschampsia cespitosa* и *Matteuccia struthiopteris*, которые не были включены в какие-либо предварительные группы описаний.

Для дальнейшего разделения каждой из 6 групп черноольшатников нами использовались виды с постоянством в предварительных группах описаний от 20 до 60%. Внутри этих предварительных групп описаний мы стремились выделить флористически однородные группы описаний, используя для этого критерий Кокрена. Этот критерий оценивает, насколько равномерно распределена та или иная группа видов в анализируемой группе описаний. При выделении таких дифференцирующих групп видов необходимо, чтобы входящие в одну группу виды были достаточно сходны по экологии. Для выделения групп видов среднего постоянства были использованы экологические шкалы Л. Г. Раменского (Раменский и др., 1956).

По отношению к увлажнению было выделено 4 группы видов: влажнолуговая, сыролуговая, болотно-луговая и болотная. По отношению к почвенному богатству также было выделено 4 группы видов: виды бедных почв, мезотрофы, виды довольно богатых почв и виды богатых почв.

В результате было выделено 10 флористически однородных групп геоботанических описаний. Предварительная группа кочедыжниково-таволговых черноольшатников разделилась на 2 группы по дифференциальной группе видов-мезофитов: *Oxalis acetosella*, *Equisetum sylvaticum*, *Paris quadrifolia*. Более сухая кочедыжниково-таволговая группа характеризуется высоким покрытием нитрофильных видов (*Urtica dioica*, *Rubus idaeus*, *Stellaria nemorum*, *Impatiens noli-tangere*), а болотные виды встречаются в ней довольно редко. В таволговой группе видами-детерминантами являются *Naumburgia thyrsiflora*, *Lycopus europaeus*, *Galium palustre*, *Solanum dulcamara*, *Scutellaria galericulata*. По шкалам Раменского, эти виды индицируют болотное и болотно-луговое увлажнение. А. А. Ниценко (1969) относил их к черноольховой свите. В кочедыжниково-таволговой группе оба доминанта имеют примерно одинаковое среднее покрытие, а в таволговой *Filipendula ulmaria* явно преобладает над *Athyrium filix-femina*.

Вторая предварительная группа — топяные черноольшатники — объединяет сообщества с доминированием *Calla palustris*, *Thelypteris palustris*, *Equisetum fluviatile*. С помощью критерия Кокрена эта группа также разделилась на 2 части. Одна из них отличается высоким постоянством видов незаболоченных бореальных лесов: *Trientalis europaea*, *Equisetum sylvaticum*, *Oxalis acetosella*, но эти виды встречаются в сырых черноольшатниках в основном на приствольных повышениях, они ничего не говорят о фоновых условиях среды, и их присутствию или отсутствию не следует придавать большого значения.

Группа с доминированием осок (*Carex vesicaria*, *C. riparia*) оказалась флористически однородной. Возможно, сказалось и небольшое число описаний в этой группе. Сероровейниковая группа интересна прежде всего тем, что *Calamagrostis canescens* является показателем более бедных условий среды, чем, например, *Filipendula ulmaria*. В заболоченных березняках четко выделяются 2 ассоциации, отличающиеся уровнем богатства и проточности вод: Filipendulo-Betuletum и Calamagrostio canescentis-Betuletum (Василевич, 1997).

Следующая большая группа описаний — черноольшатники с доминированием крапивы и малины, которая разделилась на малиновую и крапивную по видам сыролугового увлажнения. Наименее увлажненной среди черноольшатников являются сообщества кисличной группы. Выделенные 10 флористически однородных групп

Фитоценотическая характеристика черноольховых сообществ северо-запада России

Виды	Черноольшатники			Березняки белокрыльниковые
	кисличные	крапивные	белокрыльниковые	
Количество описаний	8	42	83	40
Сомкнутость	0.77	0.70	0.68	0.60
Древостой				
Alnus glutinosa	V 0.8	V 0.9	V 0.9	III
Betula pubescens	V 0.1	IV 0.1	IV 0.1	V 0.8
Picea abies	II +	II +	I +	II
Pinus sylvestris	III +	I +	I +	II
Populus tremula		I +	I +	I
Alnus incana	I +	I +	I +	
Acer platanoides	I +	I +		
Fraxinus excelsior		I +	I +	
Tilia cordata		I +		
Ulmus scabra		I +	I +	
Salix caprea		I +		
S. pentandra			I +	
Подрост				
Picea abies	II 1	III 2	II 1	III
Alnus glutinosa	II +	II 1	IV 2	II
Betula pubescens	II +	I +	II +	III
Acer platanoides	II +	I +	I +	
Tilia cordata	I +	I +	I +	
Fraxinus excelsior	I +	I +	I +	
Populus tremula	I +	I +	I +	
Ulmus scabra		I +	I +	
Quercus robur		I +	I +	
Подлесок				
Sorbus aucuparia	V 2	III +	III +	II
Padus avium	V 14	IV 4	II 1	
Frangula alnus	IV 1	III 1	IV 2	IV
Corylus avellana	II 2	I +	I +	
Ribes alpinum	I +	I +		
R. nigrum	I +	I 1		
R. pubescens		I +	II +	I
Lonycera xylosteum		II +	I +	
Humulus lupulus		I +	I +	
Salix cinerea		I +	II +	III
S. pentandra	I +	I +		
Euonymus verrucosa	I +	I +		
Rosa majalis		I +		
Rhamnus cathartica		I +		
Amelanchier spicata		I +		
Salix phylicifolia			I +	
Травяной ярус				
Rubus idaeus	V 6	IV 11	III 1	I
Oxalis acetosella	V 21	IV 6	I +	
Deschampsia caespitosa	IV +	III 1	II +	II
Dryopteris carthusiana	V 9	IV 1	IV 1	III
Geum rivale	III 1	IV 3	II 1	II

ТАБЛИЦА (*продолжение*)

Виды	Черноольшатники			Березняки белокрыльниковые
	кисличные	крапивные	белокрыльниковые	
Athyrium filix-femina	IV 3	V 9	III 3	II
Maianthemum bifolium	V 1	II +	I +	II
Trientalis europaea	IV +	II +	I +	II
Stellaria holostea	IV 6	I +	I +	
Anemone nemorosa	IV 1	I +		
Rubus saxatilis	III 1	I +	I +	I
Galeobdolon luteum	III 9	II 1		
Luzula pilosa	III +	I +		
Vaccinium myrtillus	III 1	I +	I +	II
Stellaria nemorum	IV 3	III 9	I +	
Ranunculus repens	III +	II +	I +	II
Angelica sylvestris	II +	III +	I +	
Filipendula ulmaria	II +	V 11	IV 12	IV
Anthriscus sylvestris	I +	II +	I +	
Aegopodium podagraria	II +	III 5	I +	
Crepis paludosa	II +	IV 2	I +	I
Urtica dioica	I +	V 19	II +	
Impatiens noli-tangere		III 2	II 1	
Chrysosplenium alternifolium		III 2	I +	
Cirsium oleraceum		II 1	I +	
Paris quadrifolia	I +	II +	I +	I
Equisetum sylvaticum	II +	II 1	I +	II
Viola palustris	II +	I +	III 1	II
Carex elongata	I +	I +	II 1	II
Lycopus europaeus	I +	I +	III +	
Lysimachia vulgaris	II +	III +	IV 1	IV
Calamagrostis canescens	II +	I +	IV 9	IV
Scutellaria galericulata	I +	I +	IV 1	III
Galium palustre	I +	I +	V 1	IV
Peucedanum palustre	I +	I +	IV +	III
Solanum dulcamara		I +	IV 1	I
Naumburgia thyrsiflora		I +	IV 1	IV
Calla palustris		I +	IV 12	III
Comarum palustre		I +	IV 1	IV
Thelypteris palustris		I +	III 7	III
Caltha palustris		II +	III 1	
Equisetum fluviatile		I +	III 2	III
Phragmites australis		I +	II 2	II
Menyanthes trifoliata		I +	II 1	III
Scirpus sylvaticus		I +	II 1	
Carex vesicaria		I +	II 3	
Cicuta virosa		I +	II +	
Lythrum salicaria		I +	II +	
Carex riparia			I 4	
Мхи				
Brachythecium starkey	II 1	I 1	II +	
Mnium affine	II 2	I +	I +	
M. undulatum		I +		
M. rugicum	I +	III 4	I +	

ТАБЛИЦА (*продолжение*)

Виды	Черноольшатники			Березняки белокрыльниковые
	кисличные	крапивные	белокрыльниковые	
Mnium cuspidatum	I +	II +	I +	I
Brachythecium salebrosum		II +		
B. rivulare	I +	II 1	I +	
Cirriphyllum piliferum	I +	II 1	I +	
Mnium cinclidioides		I +	II 2	
Calliergon giganteum		I +	II 1	
Mnium seligeri		I +	I +	
Climacium dendroides	I +	I +	III 1	III
Sphagnum squarrosum		I +	II 1	II
S. girgensohnii			I 2	II
Calliergonella cuspidata		I +	II 1	I
Calliergon cordifolium		I +	I 1	II
Pleurozium schreberi				II

Примечание: Римскими цифрами обозначены классы постоянства; арабскими — среднее проективное покрытие, %.

описаний после сравнения их флористического состава и постоянства видов были разделены на 3 растительные ассоциации, имеющие в среднем весьма четкие отличия.

1. Черноольщатник кисличный (Oxalido-Alnetum glutinosae). Эта ассоциация занимает местообитаиия с минимальным увлажнением среди черноольховых лесов. В видовом составе этой ассоциации преобладают мезофиты, а мезогигрофиты играют незначительную роль.

Это сомкнутые леса, высота древостоя составляет 20—25 м, средний диаметр черной ольхи до 30 см. В древостое постоянна примесь березы, реже встречается ель. Подрост не обилен, чаще встречаются ель, черная ольха и береза, изредка попадается подрост широколиственных пород (клена, ясеня).

В подлеске наиболее обильным видом является *Padus avium*, покрытие которой достигает 60 %, постоянны *Sorbus aucuparia* и *Frangula alnus*, в некоторых описаниях встречается *Corylus avellana*.

Травяной покров довольно пестрый. Вероятно, при наличии гораздо большего числа описаний таких чисто мезофильных черноольшатников можно было бы выделить среди них несколько ассоциаций, но такие черноольшатники на Северо-Западе большая редкость.

Наиболее обильным видом в травяном ярусе является *Oxalis acetosella*, но ее покрытие сильно меняется от описания к описанию. Для этой ассоциации характерна группа бореальных видов: *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*, *Vaccinium myrtillus*, *Luzula pilosa*, *Rubus saxatilis*, *Dryopteris carthusiana*. Эти виды если и встречаются в других, более влажных ассоциациях черноольщатников, то с гораздо более низким постоянством. Довольно постоянны некоторые иморальные виды: *Stellaria holostea*, *Galeobdolon luteum*, *Aegopodium podagraria*, но все же отнести эту ассоциацию к неморальнотравным лесам нельзя, так как обилие этих видов в среднем невелико. Кроме этих видов постоянно встречаются *Deschampsia cespitosa*, *Anemone nemorosa*, *Rubus idaeus*, *Stellaria nemorum*.

Моховой покров развит очень слабо, более обильны и относительно постоянны виды *Mnium affine* и *Brachythecium starkei*.

Эта ассоциация встречается по северному берегу Финского залива, под склоном береговых террас, в окрестностях поселков Ольгино, Комарово, Пески, Лужки, а также в Себежском р-не Псковской обл. Одно описание было сделано на восточном берегу Ладоги, у границы Карелии и Ленинградской обл.

Южнее мезофильные черноольшатники распространены довольно широко. Асс. Glutinoso-Alnetum oxalidosum (Юркевич и др., 1968, 1979) занимает в Белоруссии около 3 % площади черноольховых лесов. По преобладающим видам травяного яруса она довольно близка к нашей ассоциации, но виды сырых лесов играют в ней гораздо бо́льшую роль. В единственной работе, где имеется детальная характеристика черноольшатников Северо-Запада (Смирнова, 1928), подобные леса не приведены. Кроме того, белорусские геоботаники выделяют тип леса ольс снытевый (Glutinoso-Alnetum aegopodiosum), который занимает более влажные местообитания. Для него характерна обильная примесь ясеня в древостое. В этом типе леса обильны и постоянны *Aegopodium podagraria*, *Oxalis acetosella*, *Galeobdolon luteum*, а также виды сырых лесов: *Filipendula ulmaria*, *Urtica dioica*, *Impatiens noli-tangere*, *Geum rivale*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Ranunculus repens*, *Stellaria nemorum*. По условиям местообитания этот тип ближе к нашей следующей ассоциации.

2. Черноольшатник кочедыжниковый (Athyrio-Alnetum glutinosae). Это одна из распространенных ассоциаций черноольшатников Северо-Запада, которая объединяет лесные сообщества, отличающиеся довольно высоким увлажнением, но переменным. Весной и в начале лета эти сообщества переувлажнены, а позднее грунтовые воды опускаются на довольно большую глубину (до 30—50 см) (Юркевич и др., 1968).

Видами, дифференцирующими эту ассоциацию, являются *Geum rivale*, *Crepis paludosa*, *Athyrium filix-femina*, *Urtica dioica*, *Impatiens noli-tangere*, *Chrysosplenium alternifolium*. В сообществах этой ассоциации доминантами травяного яруса выступают *Filipendula ulmaria*, *Athyrium filix-femina*, *Urtica dioica*, *Rubus idaeus*, *Stellaria nemorum*. Ассоциация включает 4 флористически однородные группы геоботанических описаний. В одной из них, снытево-звездчатковой, довольно постоянны неморальные виды *Galeobdolon luteum*, *Stellaria holostea*, *Aegopodium podagraria*. Это сближает ее с предыдущей ассоциацией, но все же общий флористический состав отличается очень заметно. Кислица постоянна и в кочедыжниковом черноольшатнике, но здесь ее обилие значительно ниже.

Athyrium filix-femina в березовых лесах является обычным видом кисличников (Василевич, 1996). Там его появление и высокое проективное покрытие не свидетельствуют о повышенном увлажнении почвы и не сопровождаются изменением флористического состава кисличников. Иное дело в черноольшатниках. Здесь экологическая амплитуда *Athyrium filix-femina* сильно перекрывается с *Filipendula ulmaria*. В литературе кочедыжниковые и таволговые черноольшатники обычно не рассматриваются вместе. В работе по черноольшатникам Белоруссии (Юркевич и др., 1968) выделены таволгово-кочедыжниковая и кочедыжниково-таволговая ассоциации, но в разных типах леса — папоротниковом и таволговом. По их данным, таволговый тип является самым распространенным среди черноольшатников. Они отмечают, что таволговый тип леса отличается большей обводненностью и меньшей проточностью по сравнению с кочедыжниковым. Часто таволговые и кочедыжниковые черноольшатники описываются как приручейные, что говорит об относительно высокой проточности в этих группах сообществ (Гроздов, 1950; Дубовик, 1965; Яковлев, 1973). Аналогичные черноольшатники приводит З. Н. Смирнова (1928) для территории Ленинградской обл. В группе ассоциаций Alneta turfosa она выделяет 2 ассоциации: Alnetum athyriosum и Alnetum filipendulosum, которые связаны рядом переходных сообществ. Таволговые черноольшатники приводятся также в работах Н. А. Коновалова (1929), В. Я. Полякова (1945), Ф. С. Яковлева (1946), Б. В. Гроздова (1950), М. Д. Данилова (1956), А. А. Корчагина и М. В. Сенянинової-Корчагиной (1957), Н. И. Кузнецова (1960), В. О. Поварніцина (1971), И. М. Григоры (1976), что говорит об их широком распространении на Русской равнине. Кочедыжниковые черноольшатники приводятся в литературе реже (Поляков, 1945; Яковлев, 1946; Поварніцин, 1971).

К этой же ассоциации отнесены нами и сообщества с доминированием малины и крапивы. Крапивные черноольшатники занимают хорошо дренированные участки вдоль временных водотоков и ручьев (Юркевич и др., 1968; Бойко и др., 1973). На Северо-Западе малиновые и крапивные черноольховые леса встречаются по берегам озер и в низинах. Чисто малиновые черноольшатники в литературе приводятся редко. И. М. Григора (1976) пишет, что такие черноольшатники в Украинском Полесье не занимают больших площадей и при доминировании малины характеризуются присутствием ряда влаголюбивых видов (*Geum rivale*, *Viola palustris*, *Lysimachia vulgaris*, *Calliergonella cuspidata*). Для севера Германии такие черноольшатники приводит K. Hueck (1931).

Малиново-крапивную ассоциацию выделяют в крапивном типе леса белорусские геоботаники (Юркевич и др., 1968). Крапивные черноольшатники широко распространены в Белоруссии (Дубовик, 1956; Сидорович, 1965; Лознухо, 1980; Бойко и др., 1983). А. И. Кузьмичев (1992) считает, что крапивные ольсы на юго-западе Русской равнины в большинстве случаев являются вторичными, возникшими вследствие хозяйственной деятельности. Это вряд ли так. Крапива широко распространена в лесах из черной и серой ольхи на влажных богатых азотом почвах, в местах, где выпас скота не производится.

Крапивные черноольшатники отличаются от малиновых более богатыми почвами. Если малиновая флористически однородная группа геоботанических описаний характеризуется высоким постоянством бореальных видов (*Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Dryopteris carthusiana*), то для крапивной свойственны *Stellaria nemorum*, *Ranunculus repens*, *Impatiens noli-tangere*, *Chrysosplenium alternifolium*.

По составу древостоя, сомкнутости крон и высоте деревьев эта ассоциация не отличается существенно от предыдущей. В подросте наиболее обильным видом является ель; кроме того, довольно обилен подрост ясеня. В подлеске обильны *Padus avium* и *Frangula alnus*.

Моховой покров развит слабо. Наиболее обильными и частыми видами являются *Mnium rugicum* и *Cirriphyllum piliferum*.

Характеристика крапивных черноольшатников приводится в работах Н. А. Коновалова (1929), Б. В. Гроздова (1950), М. Д. Данилова (1956), А. Д. Фурсаева (1952), Т. Б. Протоклитовой (1957), В. О. Поварніцина (1971), И. М. Григоры (1976), Д. В. Дубыны и Ю. Р. Шеляг-Сосонко (1989). Малиновые черноольшатники приводит для Украины только И. М. Григора (1976), а для севера Германии — K. Hueck (1931).

3. Белокрыльниковый черноольшатник (Callo-Alnetum). В эту ассоциацию объединены заболоченные топяные черноольшатники с доминированием *Calla palustris*, *Thelypteris palustris*, *Equisetum fluviatile*, *Filipendula ulmaria*, *Menyanthes trifoliata*, *Calamagrostis canescens*, *Carex riparia*, *C. vesicaria*. Эту ассоциацию характеризует большая группа гигрофитов: *Solanum dulcamara*, *Lysimachia vulgaris*, *Scutellaria galericulata*, *Comarum palustre*, *Peucedanum palustre*, *Calla palustris*, *Calamagrostis canescens*, *Menyanthes trifoliata*, *Carex elongata*, *Thelypteris palustris*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Galium palustre*, *Caltha palustris*, *Lycopus europaeus*, *Equisetum fluviatile*.

Данная ассоциация весьма пестра по набору доминирующих видов. В этом списке наряду с типичными гигрофитами встречаются и мезогигрофиты, такие как *Filipendula ulmaria* и *Calamagrostis canescens*. Эта ассоциация выделена больше по флористическим критериям, чем по доминированию какой-то хорошо очерченной экологической группы видов. При классификации заболоченных березовых лесов Северо-Запада были выделены следующие ассоциации: Calamagrostio canescentis-Betuletum, Filipendulo-Betuletum, Callo-Betuletum (Василевич, 1997). Первые 2 из этих ассоциаций представляют собой первые стадии заболачивания березняков: Calamagrostio canescentis-Betuletum — при мезо-олиготрофных условиях, а Filipendulo-Betuletum — при эвтрофных. Следующая стадия эвтрофного заболачивания представлена асс. Callo-Betuletum.

В черноольшатниках отношения складываются несколько иначе. Судя по набору доминирующих видов ассоциация черноольшатников Callo-Alnetum охватывает условия среды, соответствующие более влажным частям первых двух ассоциаций заболоченных березняков и целиком Callo-Betuletum. Но если сравнить постоянство видов в ассоциациях Callo-Betuletum и Callo-Alnetum, то окажется, что различия между этими 2 ассоциациями не очень велики. В черноольшатнике по сравнению с березняком значительно выше постоянство *Rubus idaeus*, *Urtica dioica*, *Impatiens noli-tangere*, т. е. нитрофильных видов, обусловленных обогащением почвы азотом черной ольхой.

Обе эти ассоциации соответствуют в общем и целом асс. Carici elongatae-Alnetum, которая многократно описана в литературе по черноольшатникам Центральной Европы. Эта ассоциация относится к классу Alnetea glutinosae, порядку Alnetalia glutinosae Tx. 1937 и союзу Alnion glutinosae Malcuit 1929. Характерными видами порядка и союза A. Bodeux (1955) считает *Alnus glutinosa*, *Lycopus europaeus*, *Solanum dulcamara*, *Salix cinerea*, *S. aurita*, *Sphagnum squarrosum*, *Ribes nigrum*, *Carex elongata*, *Thelypteris palustris*, *Calamagrostis canescens*, *Dryopteris cristata*. В этом союзе Bodeux выделяет 4 ассоциации, из которых Carici laevigatae-Alnetum распространена только в Западной Европе.

Асс. Carici elongatae-Alnetum medioeuropaeum (Koch, 1926) Tx. et Bodeux 1955 распространена от долины Рейна до Польши и имеет характерные виды: *Calamagrostis canescens*, *Carex elongata* и *Thelypteris palustris*. Обедненным вариантом этой ассоциации Bodeux считает ассоциацию Dryopterido cristatae-Alnetum (Nowinski, 1929) Tx. et Bodeux 1955. Она, по его словам, известна из Польши и России. Характерные виды этой ассоциации: *Thelypteris palustris*, *Calamagrostis canescens*, *Dryopteris cristata*. Эти ассоциации весьма слабо отличаются по флористическому составу, к тому же *Dryopteris cristata* в наших описаниях черноольшатников встречается очень редко. Асс. Carici elongatae-Alnetum boreale Preisling et Bodeux 1955 имеет географически дифференциальные виды: *Picea abies*, *Rubus saxatilis*, *Orthilia secunda*, *Carex tenella*, а субасс. Sphagnum acutifolium — *Vaccinium vitis-idaea*, *Sphagnum palustre*, *S. girgensohnii*, *Aulacomnium palustre*, *Carex vaginata*. В своей работе Bodeux стремился прежде всего подчеркнуть географические различия черноольшатников, но оказалось, что в пределах Центральной и Восточной Европы они не очень велики.

W. Matuszkiewicz (1984) в обзоре единиц флористической классификации растительности Польши приводит 2 лесные ассоциации в союзе Alnion glutinosae: Sphagno squarrosae-Alnetum и Ribo nigri-Alnetum. Обе ассоциации он рассматривает в рамках асс. Carici elongatae-Alnetum sensu lato.

Характеристика асс. Carici elongatae-Alnetum часто приводится в работах польских и немецких геоботаников. Основным отличием этой ассоциации от более сухой Circaeo-Alnetum они считают незначительную роль неморальных видов класса Querco-Fagetea и присутствие видов бореальных лесов класса Vaccinio-Piceetea (Matuszkiewicz et al., 1958; Sokołowski, 1968b). Наша асс. Callo-Alnetum соответствует этой характеристике.

В травяном ярусе Carici elongatae-Alnetum могут доминировать *Carex elongata*, *Thelypteris palustris*, *Calamagrostis canescens*, *Calla palustris*, *Solanum dulcamara* (Sokołowski, 1968a; Sokołowski, Kawecka, 1970; Łuczycka-Popiel, 1987; Lütt, 1990; Jasnowska, Jasnowski, 1991). В работе Nigge (1988) в качестве основных видов травяного яруса приводятся *Carex riparia*, *C. acuta*, *C. acutiformis*. Эти 2 последних вида в наших описаниях с северо-запада России отсутствуют. В целом же соответствие наших данных характеристике асс. Carici elongatae-Alnetum из Центральной Европы весьма хорошее. В Латвии эта ассоциация описана N. Prieditis (1997), даже на Южном Урале она не имеет заметных географических отличий от центральноевропейской (Хазиахметов и др., 1989).

Но это не единственная ассоциация в союзе Alnion glutinosae. Нередко приводится асс. Sphagno squarrosi-Alnetum с сосново-березово-ольховым древостоем и диагностическими видами ассоциации: *Sphagnum squarrosum*, *S. palustre*, *S. fimbriatum*, *Hylocomium splendens*, *Polytrichum formosum* (Jasnowska, Jasnowski, 1991). В травяном ярусе доминируют *Dryopteris carthusiana*, *Athyrium filix-femina*, а кроме того, постоянны *Iris pseudacorus*, *Lycopus europaeus*, *Lysimachia vulgaris*, *Carex elongata* (Fiałkowski et al., 1990). F. Święs (1987) приводит в этой ассоциации фации с *Equisetum sylvaticum*, *Rubus idaeus*, *Calamagrostis canescens*, *Lysimachia vulgaris*, *Sphagnum squarrosum*, *S. nemoreum*.

Создается впечатление, что эта ассоциация включает несколько более сухие и несколько более бедные сообщества по сравнению с асс. Carici elongatae-Alnetum, но флористические отличия ее весьма нечеткие. В наших материалах имеются описания черноольшатников со сфагновыми мхами (*Sphagnum squarrosum*, *S. fimbriatum*, *S. palustre*, *S. fallax*, *S. girgensohnii*), но все они встречаются редко, обычно имеют низкое покрытие и весьма неоднородны по своей экологии. В связи с этим никаких сфагновых черноольшатников даже в ранге ниже ассоциации мы не выделяем.

М. С. Боч и В. А. Смагин (1993) для северо-запада России приводят асс. Alneto glutinosae-Sphagnosum Schwickerath 1944, которую они считают более северной по сравнению с Carici elongatae-Alnetum. Описания этой ассоциации имеются из южного Приладожья, Вологодской обл. и юга Ленинградской обл. Диагностическими видами этой ассоциации являются *Comarum palustre*, *Salix cinerea*, *Chamaedaphne calyculata*, *Oxycoccus palustris*, *Sphagnum squarrosum*, *S. centrale*, *S. riparium*, *S. angustifolium*, *S. obtusum*, *S. warnstorfii*. Сомкнутость древостоя всего 0.2—0.3, а его высота 2.5—10 м. Это уже не черноольшатники, а мезоэвтрофные болота с черной ольхой.

Заболоченные черноольшатники, соответствующие нашей асс. Callo-Alnetum, приводятся во многих работах по растительности Европейской России, Белоруссии и Украины. Черноольшатники с высоким обилием *Thelypteris palustris* охарактеризованы в ряде работ (Киреев, 1961; Юркевич и др., 1968, 1979; Григора, 1976; Дубына, Шеляг-Сосонко, 1989). Часто приводятся в литературе и осоковые черноольшатники с *Carex acuta*, *C. cespitosa*, *S. vesicaria* (Поляков, 1945; Яковлев, 1946; Корчагин, Сенянинова-Корчагина, 1957), с *Carex pseudocyperus* (Дубына, Шеляг-Сосонко, 1989). Для Белоруссии указываются черноольшатники с *Iris pseudacorus*.

Умеренно влажные леса с черной ольхой в древесном ярусе геоботаники Центральной Европы относят к союзу Alno-Padion, который входит в класс Querco-Fagetea (западноевропейские широколиственные леса). Центральной ассоциацией в этом союзе является Circaeo-Alnetum Oberd. 1953 (Fraxino-Alnetum Mat. 1952). Эта ассоциация характеризуется примесью к черной ольхе в древостое дуба, клена и ясеня; в кустарниковом ярусе — *Corylus avellana*, *Cornus sanguinea*, *Euonymus europaea*, а в травяном ярусе доминируют *Impatiens noli-tangere* и *Carex remota*, являющиеся характерными видами этой ассоциации (Łuczycka-Popiel, 1987). J. Jakubowska-Gabara (1992) приводит следующие обильные виды: *Impatiens noli-tangere*, *Stellaria nemorum*, *Galeobdolon luteum*, а также характерные и дифференциальные виды: *Lysimachia vulgaris*, *Lycopus europaeus*, *Solanum dulcamara*, *Scutellaria galericulata*, *Galium palustre*, *Circaea alpina*. По мнению A. Sokołowski (1968b), эта ассоциация не имеет своих характерных видов, но хорошо отличается характерной комбинацией видов, каждый из которых широко распространен и в других ассоциациях. Для варианта с *Carex sylvatica* он приводит такие виды, как *Ranunculus cassubicus*, *Circaea luteciana*, *Festuca gigantea*, *Stachys sylvatica*. Для этой ассоциации нередко указывают среди постоянных и обильных видов *Urtica dioica* (Jakubowska-Gabara, 1985; Wika, 1987; Karczmarz, Sokołowski, 1987), *Athyrium filix-femina* (Fijalkowski et al., 1990), *Filipendula ulmaria* (Jakubowska-Gabara, 1985).

Асс. Stellario-Alnetum приводится в работах геоботаников из Чехии и Словакии (Jaroš, 1980; Jurko, Dostál, 1981). Она характеризуется примесью в древостое дуба, граба и ясеня и неморальным травяным покровом, в котором значительную роль играют европейские виды, отсутствующие на северо-западе России. Виды сырых лесов в ней полностью отсутствуют. Существование этой ассоциации возможно лишь в области европейских широколиственных лесов.

В союз Alno-Padion включают также асс. Athyrio filix-feminae-Alnetum с диагностическими видами: *Athyrium filix-femina*, *Anemone nemorosa*, *Circaea alpina*, *Viola* *reichenbachiana* и дифференциальными видами: *Melica nutans*, *Festuca gigantea*, *Carex remota* (Jasnowska, Jasnowski, 1991). Асс. Poo trivialis-Alnetum отличается высоким постоянством и обилием *Poa trivialis*, *Impatiens noli-tangere*, *Galium aparine*, *Urtica dioica*, *Filipendula ulmaria*, *Valeriana sambucifolia* (Jakubowska-Gabara, 1985). *Poa trivialis* — нередкий вид на Северо-Западе, но не свойствен черноольшатникам в данном регионе. Асс. Caltho-Alnetum считается более эвтрофным вариантом по сравнению с Circaeo-Alnetum, для нее характерны *Galeobdolon luteum*, *Athyrium filix-femina*, *Urtica dioica*, *Geranium robertianum*, *Rubus plicatus*, *Eurhynchium zetterstedtii*.

Все ассоциации союза Alno-Padion довольно плохо отличаются друг от друга. Вероятно, их можно считать субассоциациями и вариантами одной ассоциации. Наша асс. Athyrio-Alnetum занимает аналогичные по трофности и влажности местообитания, но в бореальной области, в связи с чем ее отличия от Alno-Padion весьма существенны.

Аналогичное положение занимают влажные черноольшатники южной части Скандинавии. J. Kielland-Lund (1981) выделяют асс. Lysimachio vulgaris-Alnetum glutinosae с характерными видами *Lycopus europaeus* и *Ribes nigrum*, а обильны *Filipendula ulmaria* и *Lysimachia vulgaris*. Он отмечает, что участие неморальных видов в этой ассоциации столь незначительно, что ее нельзя отнести к союзу Alno-Padion. Эта ассоциация широко распространена в южной Норвегии, Швеции и Финляндии.

Таким образом, все разнообразие черноольховых лесов северо-запада России нам удалось включить в 3 растительные ассоциации, несмотря на очень большое разнообразие доминирующих и просто обильных видов. Эти 3 ассоциации достаточно четко различаются по экологическим условиям и характеризуются большими группами дифференциальных видов.

Северная граница ареала черноольшатников проходит вблизи северо-запада России, в связи с чем разнообразие их типов, особенно незаболоченных, невелико. Видимо, оптимальные условия для развития черноольшатников в Восточной Европе находятся на территории Белоруссии, где относительно большие площади занимают суходольные леса из черной ольхи с высоким обилием неморальных видов в травяном ярусе (Юркевич и др., 1968).

Работа выполнена при поддержке программы «Биоразнообразие».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бойко А. В., *Арабей Н. М.*, *Евсиевич К. М.* Эколого-фитоценотические исследования лесной растительности Налибокской пущи. Минск, 1983. 208 с.

Боч М. С. Сообщества из *Alnus glutinosa* на болотах северо-запада России // Вопросы классификации болотной растительности. СПб., 1993. 94—103.

Боч М. С., *Смагин В. А.* Флора и растительность болот северо-запада России и принципы их охраны. СПб., 1993.

Василевич В. И. Доминантно-флористический подход к выделению растительных ассоциаций // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 5. С. 28—39.

Василевич В. И. Незаболоченные березовые леса северо-запада Европейской России // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 11. С. 1—13.

Василевич В. И. Заболоченные березовые леса северо-запада Европейской России // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 11. С. 19—29.

Григора И. М. Ольховые лесные болота Украинского Полесья и их типология // Лесоведение. 1976. № 5. С. 12—21.

Гроздов Б. В. Типы леса Брянской, Смоленской и Калужской областей. Брянск, 1950. 55 с.

Данилов М. Д. Растительность Марийской АССР. Йошкар-Ола, 1956. 144 с.

Дубовик Г. Г. Типы черноольховых лесов Беловежской пущи // Ботаника (Исследования). 1965. Вып. 7. С. 110—118.

Дубына Д. В., *Шеляг-Сосонко Ю. Р.* Плавни Причерноморья. Киев, 1989. 272 с.

Киреев А. Ф. Типы пойменных лесов Дона между г. Серафимовичем и устьем р. Хопра // Тр. Сталинград. с.-х. ин-та. 1961. Т. 11. Вып. 3. С. 249—258.

Коновалов Н. А. Типы леса подмосковных опытных лесничеств ЦЛОС // Тр. по лесному опытному делу. 1929. Вып. 5. 158 с.

Корчагин А. А., *Сенянинова-Корчагина М. В.* Леса Молого-Шекснинского междуречья // Тр. Дарвинского заповедника. 1957. Вып. 4. С. 291—402.

Кузнецов Н. И. Растительность Мордовского государственного заповедника // Тр. Мордовского заповедника. 1960. Вып. 1. С. 129—220.

Кузьмичев А. И. Гигрофильная флора юго-запада Русской равнины и ее генезис. СПб., 1992. 215 с.

Лознухо И. В. Растительные комплексы Припятского ландшафтно-гидрологического заповедника и их экологическая приуроченность: Автореф. канд. дис. Петрозаводск, 1980. 28 с.

Ниценко А. А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 7. С. 1002—1013.

Поварніцин В. О. Чорновільхові лісі // Ліси УРСР. Київ, 1971. С. 340—348.

Поляков В. Я. Ольшатники Марковичской лесной дачи // Тр. Сибир. лесотехн. ин-та. 1945. Сб. 3. Вып. 8. С. 3—35.

Протоклитова Т. Б. Леса южных районов Саратовского правобережья, ботанико-географическая характеристика и возобновление их // Учен. зап. Саратов. пед. ин-та. 1957. Вып. 28. С. 248—278.

Раменский Л. Г., *Цаценкин И. А.*, *Чижиков О. Н.*, *Антипин Н. А.* Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 472 с.

Сидорович Е. А. Типы и ассоциации пойменных лесов р. Днепра в пределах БССР и биологические основы повышения их защитно-водоохранных свойств: Автореф. канд. дис. Минск, 1965. 27 с.

Смирнова З. Н. Лесные ассоциации северо-западной части Ленинградской области // Тр. Петергоф. естеств.-науч. ин-та. 1928. № 5. С. 119—259.

Фурсаев А. Д. Естественные леса в пределах трассы лесной полосы Саратов—Камышин // Учен. зап. Саратов. ун-та. 1952. Т. 29. С. 129—182.

Хазиахметов Р. М., *Соломещ А. И.*, *Григорьев И. Н.*, *Мулдашев А. А.* Синтаксономия лесов Южного Урала. II. Архангельский район БАССР. Классы Salicetea purpurea, Alnetea glutinosae. М., 1989. 27 с. Деп. в ВИНИТИ.

Юркевич И. Д., *Гельтман В. С.*, *Ловчий Н. Ф.* Типы и ассоциации черноольховых лесов. Минск, 1968. 376 с.

Юркевич И. Д., *Голод Д. С.*, *Адерихо В. С.* Растительность Белоруссии, ее картографирование, охрана и использование. Минск, 1979. 247 с.

Яковлев Ф. С. Классификация и основные закономерности распространения ольшаников и дубняков в поймах рек Дона и Нижней Волги // Науч. зап. Воронеж. лесохоз. ин-та. 1946. Т. 9. С. 40—55.

Яковлев Ф. С. Ольха черная в заповеднике «Кивач» и смежных районах // Тр. заповедника «Кивач». Т. 2. 1973. С. 23—31.

Bodeux A. Alnetum glutinosae // Mitt. Flor.-soziol. Arbeitsgem. N. F. 1955. H. 5. S. 114—137.

Fijałkowski D., *Mucha T.*, *Polski A.* Stosunki geobotaniczne rezerwatu Sklarnia // Ann. Univ. M. Curie-Skłodowska. 1990. Vol. 45. S. 169—196.

Hueck K. Erläuterung zur Vegetationskundlichen Karte des Endmoränengebiets von Chorin (Uckermark) // Beit. Naturdenkmalpflege. 1931. Bd 14. N 2. S. 107—214.

Jakubowska-Gabara J. Zespoły leśne wysoczyzny Rawskiej i ich antropogeniczne zniekształcenia // Monogr. Botan. 1985. Vol. 65. 148 s.

Jakubowska-Gabara J. Naturalne i antropogeniczne zróżnicowanie zbiorowisk lesnych poludniowo-wschodnej części niziny Poludniowowielkopolskiej. I. Ribo nigri-Alnetum, Circaeo-Alnetum, Tilio-Carpinetum // Bad. Fiziogr. nad Polsk. Zachod. Ser. B. 1992. T. 41. S. 175—198.

Jaroš V. Rostlinná společenstva vápenců ratajské zóny a středniho Posazavi // Preslia. 1980. Vol. 52, N 1. S. 71—95.

Jasnowska J., *Jasnowski M.* Dynamika rozwojowa roślinności torfotworczej w rezerwacie «Kłocie Ostrowickie». I. Szata roślinna torfowiska // Zeszyty Nauk. Acad. Roln. w Szczecine. 1991. Vol. 51. S. 11—24.

Jurko A., *Dostál L.* Interressante Erlenwälder im Sopotnica-Tal (Ostslowakei) // Preslia. 1981. 53. N 3. S. 247—255.

Karczmarz K., *Sokołowski A. W.* Roślinność rezerwatu Kozłowy Ług w Puszczy Knyszyńskiej // Ann. Univ. M. Curie-Skłodowska. Sec. C. 1987. Vol. 42. S. 1—17.

Kielland-Lund J. Die Waldgesellschaften SO-Norwegens // Phytocoenologia. 1981. Vol. 9. N 1-2. S. 53—250.

Łuczycka-Popiel A. Roślinność rezerwatu Serniawy w województwie Chełmskiem // Ann. Univ. M. Curie-Skłodowska. Sec. C. 1987. Vol. 42. S. 37—46.

Lüit S. Die Vegetation der Schwarzen Kuhle // Kieler Not. 1990. Vol. 20, N 2. S. 29—65.

Matuszkiewicz W. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski. Warszawa, 1984. 298 s.

Matuszkiewicz W., Traczyk H., Traczyk T. Materiały do fitosocjologicznej systematyki zespołow olsowych w Polsce // Acta soc. bot. Polon. 1958. Vol. 27. N 1. S. 22—44.

Nigge K. Nährstoffarme Feuchtgebiete im Südwesten der Westfälischen Bucht-Vegetation und Naturschutzsituation // Abh. Westfälischen Mus. Naturk. 1988. Bd 50. H. 2. 90 s.

Prieditis N. Vegetation of wetland forests in Latvia: a synopsis // Ann. Bot. Fenn. 1997. Vol. 34. N 2. P. 91—108.

Sokołowski A. W. Zespoły leśne nadleśnictwa Suwałki w Puszczy Augustowskiej // Prace Inst. Badaw. Leśn. 1968a. N 349. S. 172—212.

Sokołowski A. W. Zespoły leśne nadleśnictwa Zwierzyniec w Puszczy Białowieskiej // Prace Inst. Badaw. Leśn. 1968b. N 354. 130 s.

Sokołowski A. W., Kawecka A. Zespoły leśne nadleśnictwa Złota Wieś w Puszczy Knyszyńskiej // Prace Inst. Badaw. Leśn. 1970. S. 16—64.

Święs F. Zbiorowiska roślinne rezerwatu Królowa Droga // Ann. Univ. M. Curie-Skłodowska. Sec. C. 1987. Vol. 42. S. 19—36.

Wika S. Lasy liściaste środkowej części Wyżyny Krakowsko-Wieluńskiej. I. Alno-Padion i Carpinion betuli // Badan. Fiziogr. nad Pols. Zachod. 1987. Vol. 38. S. 81—111.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 9 XI 1999

SUMMARY

Three plant associations were distinguished in forests with *Alnus glutinosa* being a dominant of tree layer. Ass. Oxalido-Alnetum occurs on mesic sites. Ass. Athyrio-Alnetum is distinguished by a group of hydrophylous species, it occupies sites with moist soils. Ass. Callo-Betuleum corresponds to ass. Carici elongatae-Alnetum widely distributed in Central Europe though it includes stands dominated by only *Alnus glutinosa*. Callo-Alnetum differs from Callo-Betuletum by a group of nitrophylous species such as *Urtica dioica*, *Rubus idaeus*, *Impatiens noli-tangere*. There are no plant communities in this region that may be considered as Alno-Padion which includes black alder forests with nemoral species in tree and herb layers.

ТОМ 86 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 2001, № 3

УДК 581.524

© А. Р. Ишбирдин

ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ СИНАНТРОПНОЙ ФЛОРЫ РОССИИ.

1. ХОРОЛОГИЯ ОСНОВНЫХ СИНТАКСОНОВ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

A. R. ISHBIRDIN. ECOLOGICAL AND GEOGRAPHICAL PATTERNS OF SYNANTHROPIC FLORA OF RUSSIA. 1. CHOROLOGY OF BASIC SYNTAXA

Проведен ареалогический анализ ценофлор основных высших синтаксонов эколого-флористической классификации. Пространственно-количественные модели ареалов синтаксонов синантропной растительности получены наложением ареалов видов их ценофлор. Показано, что основное разнообразие ценофлор и сообществ традиционных высших синтаксонов синантропной растительности приходится на умеренные и субмедитерранные широты Европы и Западной Азии.

Ключевые слова: синантропная растительность, синтаксономия, синхорология.

Становление синантропной флоры и растительности — процесс, сопровождающий человеческое общество с самых ранних этапов его развития до наших дней (Thellung, 1915; Weber, 1961; Trzcinska-Tacik, Wasylikowa, 1982; Туганаев, 1984; Jäger, 1988, и др.).

Усиление значения синантропной составляющей растительного покрова нашло свое отражение в росте интереса к исследованию процессов синантропизации естественной растительности, формирования синантропных флор и закономерностей становления антропогенной растительности (Горчаковский, 1979; Бурда, 1991, и др.).

Одним из основных используемых в последние годы методов, раскрывающих эти процессы, является классификация синантропных сообществ на основе их флористического состава (Гоголева и др., 1987; Костылев, 1985; Ишбирдин и др., 1988; Агрба, 1991, и др.). Флористическая классификация предполагает детальное описание фитоценонов, которое должно включать синморфологию, синэкологию, синдинамику, синхорологию, вариабельность, а также природоохранные и экономические аспекты (Mucina, 1993b). При этом достаточно остро встает вопрос об унификации системы классификации и прежде всего объемов высших единиц и блоков их диагностических видов. В решении этой проблемы на первый план выдвигается вопрос об области распространения европейских синтаксонов, т. е. достаточности традиционных критериев для идентификации с ними региональных фитоценонов.

В данной статье на основе конкретных материалов приводится описание распространения ценофлор высших синтаксонов и изменения синтаксономической структурированности синантропной растительности по мере удаления от основных центров их разнообразия.

Материал и методика

В анализ вовлечены парциальные флоры основных типов антропогенных местообитаний географически удаленных территорий.

Использованы материалы, полученные автором в период 1984—1992 гг. при изучении ряда регионов:

Южный Урал — г. Белорецк и около 100 населенных пунктов сельского типа; г. Уфа;

Северный Кавказ — города Пятигорск, Минеральные Воды, Ессентуки, поселки Домбай, Теберда;

Север Западной Сибири — города Березово, Белоярский, поселки Казым, Верхний Казым, г. Надым, пос. Пангоды и временные жилые комплексы месторождения «Медвежье»;

Южная Сибирь — г. Новосибирск; города Бийск, Барнаул, Горно-Алтайск и около 10 сел Северного Алтая;

Центральная Сибирь — города Иркутск, Слюдянка;

Дальний Восток — г. Владивосток, г. Корсаков, поселки Южнокурильск и Головнино.

С любезного разрешения авторов были использованы материалы по городам Сухуми (Агрба, 1991), Якутск (Гоголева и др., 1987), пос. Зырянка (Верхняя Колыма, северо-восточная Якутия) (Гоголева, Черосов, 1987), г. Сибай (южное Зауралье, неопубликованные материалы А. Ф. Хусаинова и автора).

Для представления целостной картины закономерностей синантропных флор и растительности были привлечены данные автора по Южному берегу Крыма — г. Ялта и окрестности, а также литературные данные по флорам г. Брно (Grüll, 1981) и городов Ровинь и Крк в Хорватии на Балканах (Schulte, 1989).

Использовали более 2000 геоботанических описаний основного разнообразия синантропных сообществ. Всего в них зарегистрировано около 1300 видов. Этот список включает подавляющее большинство ценотически активных адвентивных видов, антропотолерантных апофитов и часть эфемерофитов и эргазиофитов.

Из общего списка были выделены ценофлоры основных синантропных синтаксонов ранга порядок—класс, т. е. группы видов, имеющих преимущественное распространение в экологически своеобразных экотопах. Например, ценофлору класса Polygono arenastri-Poetea annuae составили виды, приуроченные к уплотненным почвам вытаптываемых местообитаний.

Фитосоциологическую принадлежность классам и порядкам оценивали по W. Rothmaler (1976), D. Frank, S. Klotz (1988) и результатам исследований автора. Ценоареал одного вида мог охватывать один и больше синтаксонов. Например, *Polygonum aviculare* включен в ценофлоры классов Polygono arenastri-Poetea annuae и Stellarietea mediae (сообщества ранних стадий восстановительных сукцессий на интенсивно нарушаемых местах — огороды, клумбы и т. п.).

Для всех видов выделенных ценофлор были определены их биогеографические координаты (Юрцев, 1994), широтные (Zonalität) и меридиональные секторные (Ozeanität) характеристики ареала (по: Meusel et al., 1965; Rothmaler, 1976, с коррективами по «Флоре СССР» (1934—1964) и региональным определителям).

Известно, что географические ареалы видов индивидуальны; последнее затрудняет получение путем наложения их на карту «пучка параллельных отчасти совпадающих, переплетающихся друг с другом линий» (Толмачев, 1965: 6). Тем более это затруднительно при суммировании ареалов видов, отобранных не по географическому, а по фитосоциологическому принципу. Выход был найден путем построения широтно-меридиональной модели голарктической Евразии (рис. 1).

Нами выделены 5 широтных зон (арктическая, бореальная, умеренная, субмедитерранная, медитерранная) и 4 долготных сектора (океанический, субокеанический, субконтинентальный, континентальный). На ячейки модели были наложены соответствующие по макроклиматическим характеристикам фитохории (Meusel et al., 1965).

Циркумарктический регион, провинции: Лапландская (1), Самоедская (2), Таймырская (3), Тунгусская (3), Чукотская (4), Берингийская (4), Анадырская (4);

Циркумбореальный регион — Североевропейско-Западносибирский подрегион, провинции: Бореоатлантическая (5), Скандинавская (6), Бореороссийская (7), Бореозападносибирская (7);Восточносибирский (якутский) подрегион (8); Бореопацифический подрегион, провинции: Восточноохотская (9), Камчатская (10), Сахалинская (11);

Среднеевропейский регион — Среднеевропейский подрегион, провинции: Атлантическая (12), Субатлантическая (13), Центральноевропейская (13), Сарматская (14);

Макаронезийско-Средиземноморский регион, подрегионы: Средиземноморский (15), Субсредиземноморский (16), Кавказский (17);

	о	*со*	*ск*	*к*	*ск*	*со*	*о*
арк	1	1	2	3	4		
бор	5	6	7	8	9,10	10, 11	
ум	12	13	14	19	28	27, 31	
субм	18	17	18	22	26	26	30
мер	15	15	20	21	23	24	25, 29

Рис. 1. Макрогеографическая модель ботанико-географического районирования голарктической Евразии.

Широтные координаты: *арк* — арктические, *бор* — бореальные, *ум* — умеренные, *субм* — субмедитерранные, *мер* — медитерранные. Секторные координаты: *о* — океанические, *со* — субокеанические, *ск* — субконтинентальные, *к* — континентальные. Номерами указаны фитохории (по: Meusel et al., 1965) (см. текст).

Понтийско-Южносибирский регион — Южносибирско-Паннонский подрегион (18);

Центральносибирско-Монгольско-Даурский регион (19);

Восточно-Туранский регион, подрегионы: Восточный (20), Туркестанский (21), Туранский (22);

Центральноазиатский регион (21);

Китайско-Японский регион — Южнокитайский подрегион, провинции: Югозападнокитайская (23), Центральнокитайская (24), Юго-восточнокитайская (25); Северо-восточнокитайско-Восточноманьчжурский подрегион, провинции: Северовосточнокитайско-Корейская (26), Восточноманьчжурская (27); Северо-западнокитайско-Западноманьчжурский подрегион (28);

Японский подрегион, провинции: Южнояпонская (29), Тайваньская (29), Среднеяпонская (30), Северояпонская (31).

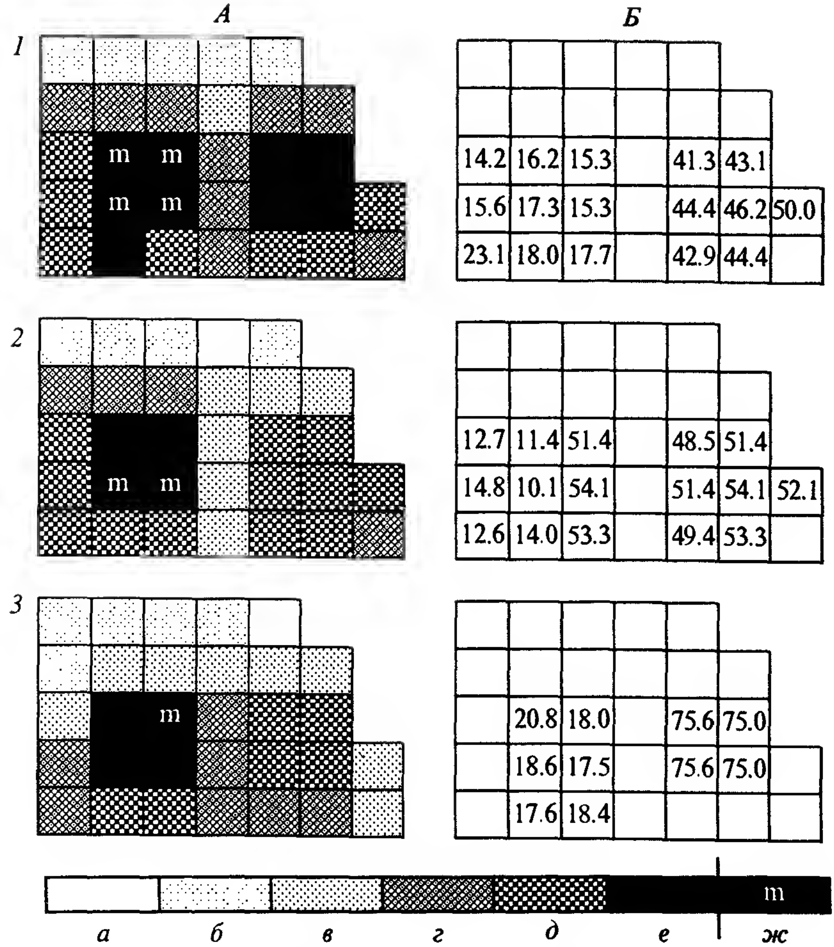
Уровень детализации модели в значительной степени зависел от истории флор и от величины территорий, климатические условия которых соответствуют сочетанию меридиональных и широтных характеристик ячеек модели. Не включены в модель обширные горные страны с осложненным высотной поясностью климатом (Альпы, Гималаи и др.).

Путем наложения ареалов слагающих ценофлоры видов на широтно-меридиональную модель были получены пространственно-количественные модели ареалов синтаксонов (рис. 2—4).

При наложении ареалов учитывался вес вида в баллах (от 1 до 3 в соответствии с графическим изображением (по: Rothmaler, 1976, табл. 1)). Для исключения вызываемых высотным распределением помех виды не учитывались в координатах с горным и альпийским распространением.

Суммарные веса в координатах моделей разбиты на 5 классов и изображены на шкале оптической плотности (рис. 2, *А* — 4, *А*).

Для координат с максимальной представленностью ценофлор были рассчитаны процентные доли от суммарного веса, вносимые заносными видами (рис. 2, *Б* — 4, *Б*).



14.2	16.2	15.3		41.3	43.1	
15.6	17.3	15.3		44.4	46.2	50.0
23.1	18.0	17.7		42.9	44.4	

12.7	11.4	51.4		48.5	51.4	
14.8	10.1	54.1		51.4	54.1	52.1
12.6	14.0	53.3		49.4	53.3	

	20.8	18.0		75.6	75.0	
	18.6	17.5		75.6	75.0	
	17.6	18.4				

Рис. 2. Пространственно-количественные модели ценоареалов (*А*) класса Stellarietea mediae (*1*) и порядков Chenopodietalia albi (2) и Sisymbrietalia officinalis (*3*) и доля заносных видов (*Б*).

А — представленность ценофлор в ячейках модели, % от максимального значения: *а* — 0, *б* — 1—20, *в* — 21—40, *г* — 41—60, *д* — 61—80, *е* — 81—100, *ж* — максимальная представленность ценофлоры синтаксона. *Б* — доля заносного элемента для регионов с высокой (61—100 %) представленностью ценофлор, %.

Характеристика синтаксонов высших единиц синантропной растительности и их ареалы

Сообщества высших синтаксонов синантропной растительности и соответственно их ценофлоры достаточно хорошо приурочены к определенным типам антропогенных местообитаний (см. таблицу).

Вероятность существования на определенной территории сообществ тех или иных синтаксонов зависит также от наличия достаточного числа способных к совместному произрастанию в условиях конкретного экотопа видов. Можно предположить, что чем больше число видов, объединенных сходными требованиями к макроусловиям местообитания, тем большее число сообществ, отражающих экологические варианты этого типа местообитания, они способны образовать.

Эмпирическим путем установлено, что на регионы, соответствующие координатам с суммарным весом видов ценофлоры от 81 до 100 % от максимального, приходится основное разнообразие сообществ ранга союза и ассоциации, подчиненных анализируемому синтаксону. В регионах с суммарным весом от 61 до 80 %, как правило, Сукцессионная и экологические характеристики основных синтаксонов синантропной растительности

Синтаксоны (классы и порядки)	Сукцессионное время, лет			Характеристика субстрата						
				по плотности		по влажности			по богатству	
	1	1—3	более 3	плотный	рыхлый	сухой	влажный	переувлажненный	богатый	бедный
Polygono-Poetea	++	++		++		+	++		++	+
Bidentetea tripartiti	++	+			++			++	++	
Stellarietea mediae										
Chenopodietalia abbi	++				++	++	+		++	
Sisymbrietalia officinalis		++		+	++	++			++	+
Artemisietea vulgaris										
Artemisietalia vulgaris			++	+	++	+	++		++	
Onopordetalia acanthii		+	++	+	++	++			++	+
Agropyretea repentis			++	+	++	++	+		++	++
Molinio-Arrhenatheretea										
Arrhenatheretalia			++	+	++	+	++	+	++	+
Potentillo-Polygonetalia		+	++	++			+	++	++	+

Примечание: ++ — экологический оптимум, сообщества встречаются часто; + — сообщества встречаются редко; отсутствие знака — сообщества практически не встречаются.

порядки и классы представлены центральным союзом и небольшим числом ассоциаций, выделяемых с учетом физиономического критерия. В регионах с весом ценофлор 41—60% синтаксономическое разнообразие порядка составляют безранговые сообщества и дедуктивно выделяемые базальные и дериватные сообщества (Kopecky, 1978). При еще более низкой представленности ценофлор доминантные типы сообществ в качестве безранговых подчиняются непосредственно дивизиону синантропной растительности Convolvulo-Chenopodea Krippelova, 1981, или же синантропные виды входят в состав индигенных антропогенных сообществ.

Ряд характеризующих порядки и классы видов встречаются практически на всем ареале этих единиц, где возможна встреча подчиненных им синтаксонов ранга ассоциации или дедуктивно устанавливаемых безранговых сообществ. Эти группы, включающие характерные, трансгрессивные характерные, дифференцирующие, константные и доминантные виды, приводятся ниже как диагностические комбинации видов.

Нами были изучены ценофлоры следующих синтаксонов.

Класс Stellarietea mediae R. Tx., Lohmeyer et Preising in R. Tx. 1950.

Характерные виды: *Amaranthus retroflexus*,[1] *Cardaria draba*, *Erigeron canadensis*, *Erysimum cheiranthoides*, *Euphorbia helioscopia*, *Fallopia convolvulus*, *Geranium pusillum*, *Lamium amplexicaule*, *L. purpureum*, *Mentha arvensis*, *Polygonum aviculare*, *P. lapathifolium*, *Senecio vulgaris*, *Setaria viridis*, *Sinapis arvensis*, *Solanum nigrum*, *Sonchus arvensis*, *S. asper*, *S. oleraceus*, *Urtica urens*, *Veronica persica*.

Трансгрессивные характерные виды: *Capsella bursa-pastoris*, *Chenopodium album*, *Cirsium arvense* s. l., *Convolvulus arvensis*, *Tripleurospermum perforatum*, *Stellaria media*.

Объединяет сообщества начальных стадий восстановительных сукцессий. Преобладают малолетники. Включает следующие порядки.

---

[1] Названия видов даны по С. К. Черепанову (1995).

Порядок Chenopodietalia albi R. Tx. (1937) 1950

Характерные виды: *Brassica campestris*, *Chenopodium glaucum*, *Ch. polyspermum*, *Echinochloa crusgalli*, *Erodium cicutarium*, *Galeopsis bifida*, *Galinsoga parviflora*, *Sonchus asper*, *Spergula arvensis*, *Stachys palustris*.

Трансгрессивные характерные виды: *Polygonum lapathifolium*, *Senecio vulgaris*, *Stellaria media*.

К порядку относят сообщества с преобладанием однолетников в местообитаниях с интенсивным антропогенным воздействием — огороды, клумбы, пропашные культуры, перемещенные почвы и т. п. Состав сообществ порядка определяется банком семян в почве.

Порядок Sisymbrietalia J. Tx. in Lohmeyer et al. 1962

Характерные виды: *Anisantha sterilis*, *Atriplex patula*, *Bunias orientalis*, *Lactuca serriola*.

Трансгрессивные характерные виды: *Erigeron canadensis*, *Tripleurospermum perforatum*.

Дифференцирующие виды: *Arctium tomentosum*, *Artemisia absinthium*, *A. vulgaris*, *Carduus acanthoides*, *Medicago lupulina*, *Melilotus officinalis* и др. виды класса Artemisietea vulgaris.

Порядок включает в себя более продвинутые в сукцессионном ряду сообщества с преобладанием зимующих однолетников, предпочитающих ксеротермные местообитания — пустыри, стройплощадки, свалки, молодые залежи и т. п.

Из рис. 2 видно, что концентрации ценофлор класса и порядков (следовательно, основное разнообразие сообществ) приходятся на субокеанические и субконтинентальные районы субмедитерранных и умеренных широт Европы и Западной Азии. Причем максимальное значение суммарных весов видов порядка Sisymbrietalia officinalis приходится на субконтинентальные районы субмедитерранных широт, соответствующих Понтийско-Южносибирскому региону (по: Meusel et al., 1965). Вероятно, что за пределами региона характерные виды порядка имеют синантропный ареал.

Ядро ценофлоры порядка Polygono-Chenopodietalia приходится на субокеанические и субконтинентальные районы субмедитерранных широт. Этим макрогеографическим координатам соответствуют Кавказский подрегион Макаронезийско-Средиземноморского региона и Понтийско-Южносибирский регион (по: Meusel et al., 1965).

Класс Artemisietea vulgaris Lohmeyer et al. in R. Tx. 1950

Характерные виды: *Artemisia absinthium*, *A. vulgaris*, *Arctium tomentosum*, *Melandrium album*.

Сообщества многолетних гемикриптофитов на богатых почвах. Представляют собой поздние бурьянистые стадии восстановительных сукцессий. Класс представлен 2 порядками, которые являются экологическими вариантами класса.

Порядок Artemisietalia vulgaris Lohmeyer ap. R. Tx. 1947

Характерные виды: *Bunias orientalis*, *Carduus crispus*, *Conium maculatum*, *Lavatera thuringiaca*, *Leonurus quinquelobatus*, *Melandrium album*, *Rumex obtusifolius*.

Дифференцирующие виды: *Aegopodium podagraria*, *Chaerophyllum prescotti*, *Galeopsis bifida*, *Galium aparine*, *Geranium pratense*, *Geum urbanum*, *Glechoma hederacea*, *Lamium album*, *Urtica dioica*, *Veronica chamaedrys* и др. виды класса Galio-Urticetea.

Порядок представлен сообществами на свежих и влажных почвах (огородные межи, пустыри, остожины, окрестности животноводческих ферм, заброшенные деревни в лесной зоне и т. п.).

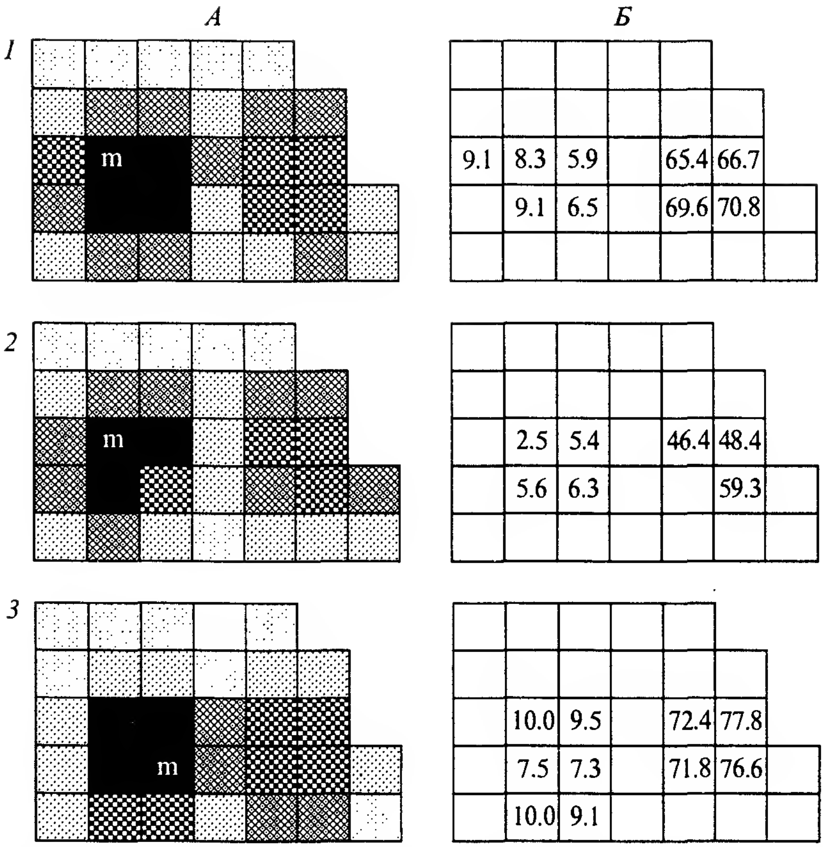


Рис. 3. Пространственно-количественные модели ценоареалов (*А*) класса Artemisietea vulgaris (*1*) и порядков Artemisietalia vulgaris (*2*), Onopordetalia acanthii (*3*) и доля заносных видов (*Б*).

Обозначения те же, что и на рис. 2.

Порядок Onopordetalia acanthii Br.-Bl. et R. Tx. ex Klika et Hadač 1944

Характерные виды: *Arctium minus*, *Berteroa incana*, *Carduus acanthoides*, *Cirsium vulgare*, *Daucus carota*, *Lappula squarrosa*, *Medicago lupulina*, *Melilotus albus*, *M. officinalis*.

Локальные характерные виды (для субконтинентальных регионов Восточной Европы и Западной Азии): *Medicago falcata*, *Potentilla impolita*.

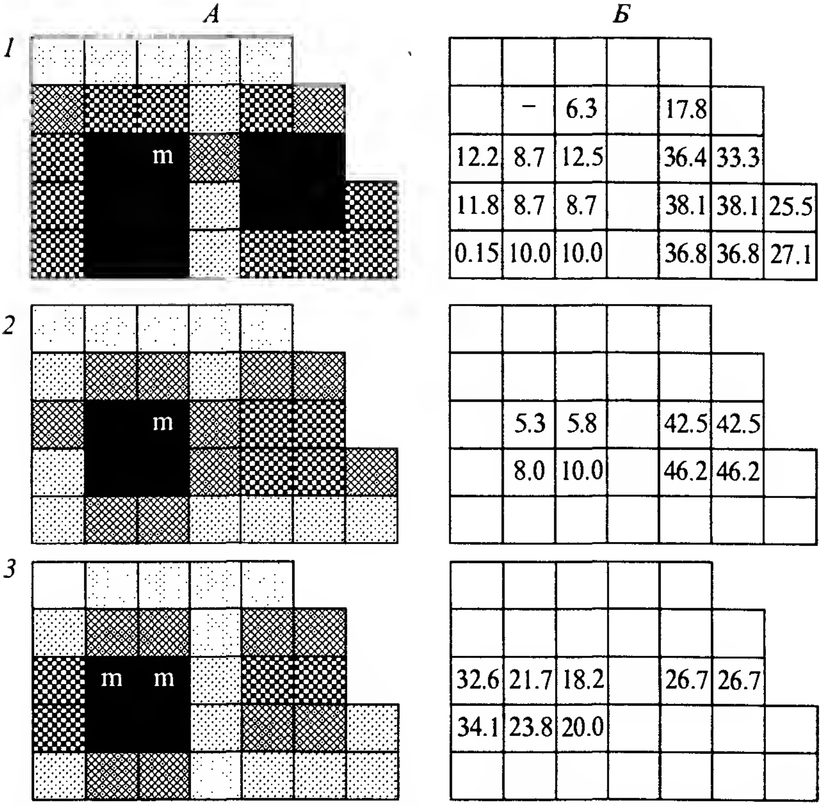
Трансгрессивный характерный вид — *Artemisia absinthium*.

Порядок включает в себя сообщества ксеротермных местообитаний. Преобладают виды ксерофитной ориентации.

Основное разнообразие ценофлор класса и порядков приходится, как и в предыдущем классе, на регионы, которые можно отнести к неконтинентальным областям субмедитерранной и умеренной Евросибири (рис. 3).

Ядро ценофлор класса и порядка Artemisietalia vulgaris накладывается на субокеанические районы умеренных широт — Субатлантической провинции Среднеевропейского флористического региона.

Максимальное разнообразие ценофлоры порядка Onopordetalia acanthii, как и порядка Sisymbrietalia officinalis, приурочено к субконтинентальным районам субмедитерранных широт, соответствующих Понтийско-Южносибирскому региону. Вероятно, что и в этом случае за пределами региона характерные виды порядка имеют синантропный ареал.



	–	6.3		17.8		
12.2	8.7	12.5		36.4	33.3	
11.8	8.7	8.7		38.1	38.1	25.5
0.15	10.0	10.0		36.8	36.8	27.1

	5.3	5.8		42.5	42.5	
	8.0	10.0		46.2	46.2	

32.6	21.7	18.2		26.7	26.7	
34.1	23.8	20.0				

Рис. 4. Пространственно-количественные модели ценоареалов (*А*) классов Polygono avicularis-Poetea annuae (*1*), Agropyretea repentis (*2*), Galio-Urticetea (*3*) и доля заносных видов (*Б*).

Обозначения те же, что и на рис. 2.

Класс Polygono arenastri-Poetea annuae Rivas-Martinez 1975 corr. Rivas-Martinez et al. 1991

Характерные виды: *Chamomilla suaveolens*, *Poa annua*, *Polygonum aviculare* s. l.

Класс выделен из класса Plantaginetea majoris. К классу Polygono arenastri-Poetea annuae отошли инициальные сообщества с преобладанием однолетников. Сообщества вытаптываемых местообитаний с преобладанием гемикриптофитов, представляющие дигрессивные стадии лугов, были определены в луговой класс Molinio-Arrhenatheretea. Такое синтаксономическое решение представляется оптимальным, так как признак преобладания жизненных форм наиболее контрастен на эколого-флористическом континууме между практически одновидовыми рудеральными сообществами с преобладанием спорыша и лугами.

Из рис. 4 очевидно, что ценофлора класса и порядка имеет азональное распространение и достаточно полно представлена везде, кроме арктических и континентальных районов. Максимальная представленность ценофлоры класса приходится на Сарматскую флористическую провинцию.

Класс Agropyretea repentis Oberd., Th. Müller et Görs in Oberd. et al. 1967

Трансгрессивные характерные виды: *Convolvulus arvensis*, *Elytrigia repens*.

Синдинамические дифференцирующие виды: *Arctium tomentosum*, *Artemisia absinthium*, *A. vulgaris*, *Berteroa incana*, *Bunias orientalis*, *Carduus acanthoides*, *Cynoglossum officinale*, *Euphorbia waldsteinii*, *Linaria vulgaris*, *Picris hieracioides*, *Tussilago* *farfara*, *Achillea millefolium*, *Bromopsis inermis*, *Cichorium intybus*, *Dactylis glomerata*, *Galium album*, *G. mollugo*, *Inula britannica*, *Medicago falcata*, *Pastinaca sylvestris*, *Phleum pratense*, *Poa angustifolia*, *P. pratensis*, *Taraxacum officinale*, *Vicia cracca*.

Класс объединяет сообщества корневищнозлаковых стадий восстановительных сукцессий. С высоким постоянством встречаются виды предыдущих стадий сукцессии (виды класса Artemisietea vulgaris), а также луговые и степные виды.

Общее распределение ценофлоры класса имеет характер, типичный для ценофлор традиционных синтаксонов высших рангов. Однако максимальный вес ценофлора класса имеет в субконтинентальных умеренных районах, соответствующих Сарматской провинции Среднеевропейской флористической области (рис. 4).

Класс Galio-Urticetea Passarge ex Kopecky 1969

Характерные виды: *Chaerophyllum bulbosum*, *Galium aparine*, *Rubus caesius*, *Urtica dioica*.

Высокотравные и закустаренные сообщества нитрофильных видов. Предпочитают затененные и влажные опушки прирусловых лесов, овраги. В занятых сообществами класса местообитаниях находят условия для натурализации многие влаголюбивые виды Америки и Восточной Азии.

Максимальную представленность апофитная часть ценофлоры класса имеет в Среднеевропейской области (рис. 4).

Анализ распределения долей ценофлор, определяемых заносным элементом, показывает, что синантропный ареал традиционных синантропных синтаксонов расширяется за счет «зеркальных» по климатическим условиям территорий востока Азии. Например, доля адвентивных видов в ценофлорах составляет на востоке Азии от 14 (класс Polygono-Poetea) до 75—76% (порядок Sisymbrietalia officinalis).

Сопоставление коэффициентов адвентизации, рассчитанных как доля адвентивного элемента в ценофлорах синтаксонов, в пределах европейско-западноазиатских частей ареалов позволяет координировать синтаксоны по убыванию их «естественности». Agrostietalia stoloniferae — Artemisietalia vulgaris — Agropyretalia repentis — Onopordetalia acanthii — Polygono-Poetea — Polygono-Chenopodietalia abbi — Sisymbrietalia officinalis — Galio-Urticetea. Положение в этом ряду класса Galio-Urticetea согласуется с определением его как «сообщества неофитов» (Mucina, 1993a).

Высказывалось мнение (Булохов, 1993), что анализ ценофлор позволяет определить происхождение («генетический ареал») синтаксона. Следуя этому, можно предположить, что районы с максимальной представленностью ценофлор являются исходными для синтаксонов. А высокая представленность в соседних районах в пределах умеренно-субмедитерранных широт есть результат антропогенной эволюции синантропной растительности. Действительно, ксеро-термофитные сообщества порядков Sisymbrietalia officinalis и Onopordetalia acanthii встречаются, согласно «правилу предварения» Вальтера-Алехина, в районах с субокеаническим и умеренным климатом на специфических антропогенных (сухих, инсолируемых) местообитаниях, демонстрируя свой трансзональный характер. Основные местообитания этих сообществ в пределах антропогенного ареала сосредоточены в городах, являющихся «теплыми островами» (Sukopp, Werner, 1983).

Сообщества порядка Artemisietalia vulgaris, наоборот, за пределами районов с максимальной представленностью ценофлоры встречаются в нетипичных для территорий синантропного ареала антропогенных местообитаниях — на достаточно влажных субстратах в тени древесных насаждений и строений. Таким образом, синантропный ареал сообществ гумидных районов расширяется в семиаридных областях за счет проникновения в «оазисы» городов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агрба А. С. Синтаксономия рудеральной растительности г. Сухуми. М., 1991. 48 с. Деп. в ВИНИТИ 1991, № 1098—В91.

Булохов А. Д. Фитоценология и флористика: анализ флоры в синтаксономическом пространстве // Журн. общ. биол. 1993. Т. 54. № 2. С. 201—209.

Бурда Р. И. Антропогенная трансформация флоры. Киев, 1991. 168 с.

Гоголева П. А., Черосов М. М. К синтаксономии рудеральной растительности Верхней Колымы. М., 1987. 28 с. Деп. в ВИНИТИ, 1987, № 6561—В87.

Гоголева П. А., Черосов М. М., Павлова З. С., Миркин Б. М. Синтаксономия синантропной растительности г. Якутска. М.: Ред. журн. «Биол. науки», деп. в ВИНИТИ, 1987. № 6560—В87. 40 с.

Горчаковский П. Л. Тенденции антропогенных изменений растительного покрова Земли // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 12. С. 1697—1714.

Костылев А. В. О двух ассоциациях рудеральной растительности Северо-Западного Причерноморья // Фитоценология антропогенной растительности. Уфа, 1985. С. 91—97.

Ишбирдин А. Р., Миркин Б. М., Соломещ А. И., Сахапов М. Т. Синтаксономия, экология и динамика рудеральных сообществ Башкирии. Уфа, 1988. 161 с.

Толмачев А. И. Ареалы растений флоры СССР. Л., 1965. С. 3—8.

Туганаев В. В. Агрофитоценозы современного земледелия и их история. М., 1984. 87 с.

Флора СССР. Л., 1934—1964. Т. 1—30.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Юрцев Б. А. О некоторых дискуссионных вопросах сравнительной флористики // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор: Материалы III Раб. совещ. по сравнительной флористике (Кунгур, 1988 г.). СПб., 1994. С. 15—33.

Frank D., Klotz S. Biologisch-Ökologische Daten zur Flora der DDR. (Halle (Saale), 1988. 103 S.

Grüll F. Fytocenologicka charakteristika ruderalnich spolecenstev na uzemi mesta Brna. Praha, 1981. 127 S.

Jäger E. J. Möglichkeiten der Prognose synanthroper Pflanzenausbreitungen // Flora. 1988. Bd 180. N 1-2. S. 101—131.

Kopecky K. Deduktive Methode syntaxonomischer Klassifikation anthropogener Pflanzengesellschaften // Acta Bot. Slov. Acad. Sci. Slovacae. Ser. A. 1978. 3. S. 373—384.

Meusel H., Jäger E., Weinert E. Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora. T. 1. Jena, 1965. 583 S.

Mucina L. Galio-Urticetea // Die Pflanzengesellschaften Österreichs. T. 1. Antropogene Vegetation. Jena; Stuttgart; New York, 1993a. S. 203—251.

Mucina L. Nomenklatorische und syntaxonomische Definitionen, Konzepte und Methoden // Ibid. 1993b. S. 19—28.

Rothmaler W. Exkursionsflora für die Gebiete der DDR und BRD. Berlin, 1976. 811 S.

Schulte W. Zur Flora und Vegetation der Städte Rovinj und Krk (Jugoslavien) // Tuexenia. 1989. N 9. S. 199—223.

Sukopp H., Werner P. Urban environments and vegetations // Man's impact on vegetation / Ed. by W. Holzner, M. J. Werger, J. Ikusima. The Hague; Boston; London, 1983. P. 247—260.

Thellung A. Pflanzenwanderungen unter dem Einfluss des Menschen // Beich. Botan. Jahrb. 1915. Bd 53. H. 3/5. N 116. S. 37—66.

Trzcinska-Tacik H., Wasylikowa K. History of the synanthropic changes of flora and vegetation of Poland // Memorabilia Zool. 1982. Vol. 37. P. 47—69.

Weber R. Ruderalpflanzen und ihre Gesellschaften. Wittenberg; Lutherstadt, 1961. 164 S.

Сибайский институт
(филиал) Башкирского государственного университета
Г. Сибай, Башкортостан

Получено 26 V 1998

SUMMARY

Area logic analysis of basic higher syntaxa of coenofloras accordingly to ecologofloristic classification has been made. Spatial-quantitative models of syntaxon areas of synanthropic vegetation have been constructed by superposition of species areas and their coenofloras. It is shown that the main diversity of coenofloras and communities of higher syntaxa in traditional higher taxa of synantropic vegetation is found in moderate and submeridianal latitudes of Europe and West Asia.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.998

© А. Н. Сенников, И. Д. Илларионова

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ И АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ СЕМЯНОК ВИДОВ РОДА *HIERACIUM* (*ASTERACEAE*) И БЛИЗКИХ РОДОВ

A. N. SENNIKOV, I. D. ILLARIONOVA. MORPHOLOGICAL AND ANATOMICAL STRUCTURE OF THE ACHENES OF THE GENUS *HIERACIUM* (*ASTERACEAE*) AND RELATED GENERA

Проведено исследование морфологии, анатомии и скульптуры поверхности семянок 66 видов из всех родов подтрибы *Hieraciinae*. Описаны варианты разнообразия строения семянок. Предложена схема эволюционных преобразований семянки. Произведена оценка эволюционного уровня отдельных признаков. На основании изученных признаков пересмотрен родовой состав подтрибы *Hieraciinae*, уточнена ее характеристика, а также число и границы входящих в эту подтрибу родов.

Ключевые слова: *Asteraceae*, *Hieraciinae*, *Hieracium*, карпология, анатомия, морфология, электронная микроскопия, эволюция, онтогенез, систематика.

Род Ястребинка (*Hieracium* L. s. l.) является одним из наиболее сложных в таксономическом отношении родов трибы *Cichorieae* Lam. et DC. сем. *Asteraceae* Dum. Разнообразие ястребинок в начале XX в. было отражено в 46 секциях и свыше 15 000 видах и таксонах внутривидового ранга; немалая часть последних позднее рассматривалась в ранге вида (Zahn, 1921—1923; Юксип, 1960). Становление множества видов происходило на основе гибридизации и апомиксиса. До настоящего времени помимо неустановившейся трактовки отдельных видов сохранилась известная неопределенность как границ внутриродовых подразделений, так и объема рода. В новейших работах по систематике ястребинок (Sell, West, 1967; Soják, 1971; Шляков, 1987, 1989; Баркалов, 1992) признается самостоятельность некоторых родов, прежде рассматривавшихся в составе рода *Hieracium* (*Pilosella* Hill, *Stenotheca* Monn., *Hololeion* Kitam.), однако точки зрения разных авторов содержат существенные разногласия, а некоторые исследователи (Николаев, 1989) по-прежнему считают недостаточными доводы в пользу целесообразности выделения мелких родов.

В последнее время род *Hieracium* s. l. рассматривают в составе особой подтрибы *Hieraciinae* Dum. трибы *Cichorieae* (Bremer, 1994), включающей также своеобразные роды *Tolpis* Adans., *Andryala* L., *Arnoseris* Gaertn. и *Hispidella* Barnadez et Lam., т. е. *Tolpis* — *Arnoseris* group и *Hieracium* — *Andryala* line согласно системе трибы *Cichorieae*, предложенной G. L. Stebbins (1953), а также *Tolpis* series и *Hieracium* series согласно системе Ch. Jeffrey (1966). Основанием для выделения подтрибы служат большей частью морфологические признаки семянки.

Целью настоящей работы было уточнение объема и границ родов, относимых (Bremer, 1994) к подтрибе *Hieraciinae*. Для этого было проведено изучение анатомических и морфологических признаков зрелых семянок видов *Hieraciinae*, а также изучение строения семянки отдельных представителей рода *Hieracium* в онтогенезе. В результате были составлены карпологические характеристики отдельных таксонов *Hieraciinae* и выявлены дополнительные диагностические признаки, характеризующие роды и их подразделения, а также предложено решение некоторых частных проблем систематики данной группы.

В настоящее время ценность анатомических признаков семянки хорошо известна исследователям сложноцветных. Как правило, наибольшее значение для систематики сложноцветных имеют число, степень выраженности и форма ребер, размещение склеренхимных и паренхимных клеток перикарпия, их количество в ребрах и межреберных участках и степень лигнификации их оболочек, расположение и количество проводящих пучков и секреторных клеток, особенности строения клеток экзокарпия и другие признаки (Беляева, Бойко, 1980; Pak, Kawano, 1990a, b; Pak, 1993).

Правомерность применения карпологического метода в систематике сложноцветных определяется относительной консервативностью признаков плода, проявляющих незначительную изменчивость в пределах корзинки (при отсутствии гетерокарпии), общего соцветия и ареала вида. Как правило, для описания строения семянок сложноцветных оказываются достаточными даже единичные образцы.

К сожалению, при неплохой изученности семянок отдельных триб сложноцветных (Мурадян, 1967, 1968, 1970) сводные работы по цикориевым полностью отсутствуют, а в подтрибе *Hieraciinae* исследованы только 5 видов (Pandey et al., 1978).

Материал и методика

Материал для исследования семянок видов *Hieraciinae* взят из гербариев Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) и Санкт-Петербургского государственного университета (LECB), а также собран в природе во время поездок по Ленинградской и Ярославской областям в 1993 и 1994 гг.

Изучено морфологическое и анатомическое строение семянок 43 видов *Hieracium* L., 6 видов *Pilosella* Hill, 2 видов *Hololeion* Kitam., 4 видов *Andryala* L., 7 видов *Stenotheca* Monn., 3 видов *Tolpis* Adans. и по 1 виду *Arnoseris* Gaertn. и *Hispidella* Barnadez et Lam. Для исследования каждого вида взяты от 1 до 6 гербарных образцов.

Список образцов исследованных видов

Andryala agardhii Haensl. ex DC.: Espagne, Sierra de Baza, 15 Jul. 1851, Bourgeau (LE).

A. floccosa Pomel.: Алжир, горная система Тель-Атлас, горы Djebel-Rhilas, 15 VI 1968, В. Бочанцев (LE).

A. integrifolia L.: France, Corsica, trockener Hügel bei Evisa, 870 m, 22.07.1932, N 465, P. Aellen (LE).

A. modagorensis Coss.: Marocco, ex rupibus maritimis insulae Modagor, 27 Apr. 1871, J. Ball (LE).

Arnoseris minima (L.) Schweigg. et Koerte: Польша, Келецкая губ., 1897, Н. Пуринг (LE); Pr. Rostochium, Kühlewein (LE); Польша, Люблинская губ., Новоалександровский у., 25 VI 1906, С. Ганешин (LE); Silesia inferior, Przyborow distr., Nowa Sól, inter secalinem, solo arenoso, 7.06.1971, N 994, I. Kotowicz (LE); Herb. Meyer (LE).

Hieracium alpinum L.: Закарпатская обл., гора Петрос, 12 IX 1948, № 224, К. Игошина (LE); Мурманская обл., Хибинские горы, вершина горы Юксчор, 2 IX 1934, В. Траншель (LE).

H. amplexicaule L.: Espagne, Pyrenees de Catalogne, Nuria, 2 et 3 IX 1928, N 6860, H. Gonzalo (LE); Salisburgia, in saxosis montis Monachorum pr. Juvaviam, N 3337, Eysn (LE).

H. atrocephalum Schmalh. (=*H. schmalhausenianum* Zahn): Сев. Кавказ, верховья р. Урупа, склон у подножия горы Чалнк-скалы, 21 VIII 1945, В. Сочава, А. Гаврилович, В. Липатова (LE).

H. basifolium (Fr. ex Stenstr.) Dahlst.: Ленинградская обл., Дудергофские высоты, гора Ореховая, 1992, А. Сенников (LE).

H. bupleuroides C. C. Gmel.: In Horti bot. Monacensis ex Jurassus, in monte Dole, VII 1874, N 306, Naegeli (LE).

H. cerinthoides L.: France, Haute Pyrenees, Juill. 1839, Bordere (LE).

H. chloromaurum Johanss.: Ленинградская обл., Выборгский р-н, 5 км к СЗ от Гладышевского оз., 8 VII 1971, А. Хаape (LE).

H. coreanum Nakai: Средний Сихотэ-Алинь, верховья р. Такемы, гора Великокемская, 18 IX 1937, № 387, Б. Колссников (LE).

H. diversifolium Th. Sael. ex Norrl. (=*H. adunans* Norrl.): Петроградская губ. и уезд, близ с. Дибуны, 21 VI 1915, В. Траншель (LE).

H. eriophorum St.-Amans: France, Bordeaux, Sept. 1813, J. Gay (LE).

H. gemellum Almq. ex Elfstr.: Мурманская обл., губа Вичаны, 27 VIII 1958, № 575, Н. Орлова, А. Саженнна, Е. Чернов (LE).

H. glaucum All.: Helvetia, Maricaud (LE).

H. hjeltii Norrl.: Ленинградская обл., Волосовский р-н, 5 км на ЮЗ от ст. Елизаветино, 5 VII 1969, А. Хаape (LE).

H. humile Jacq.: Hortus Dorpatensis, 8 Jul. 1811, Ledebour (LE); Hortus bot. Petropolitanus (LE).

H. incurrens T. Sael. ex Norrl.: Ленинградская обл., Лужский р-н, между с. Модолицы и р. Тобовой, 7 VIII 1923, № 508, Ю. Цинзерлинг (LE).

H. karelorum (Norrl.) Norrl. (=*H. multiglandulosum* Juxip): Новгородская обл., берег р. Мсты в 3—4 км ниже ст. Мстинский Мост, 31 VIII 1993, № 582, Н. Цвелев (LE).

H. koehleri Dahlst.: Ленинградская обл., г. Павловск, парк, 4 X 1980, № 2879, Н. Цвелев (LE).

H. laevigatum Willd.: Ленинградская обл., Карельский перешеек, окрестности г. Приморска, 12 VII 1990, № 165, Н. Цвелев (LE).

H. lanatum Vill.: Valesia, Findeleu, 15 VIII 1919, Braun-Chur (LE); Piemont, zwischen Susa und Giaglione, 11 VI 1924, K. Ronniger (LE).

H. mikulinkae (Zahn) Schljak.: Черновицкая обл. и р-н, с. Цецино, 12 VI 1956, И. Артемчук (LE).

H. nobile Gren. et Godr.: France, Arnos, par Villefranche, pr. Gedre Syrensis, Jul. 1874, M. Gandoger (LE).

H. patale Norrl. (=*H. distractum* Norrl.): Ленинградская обл., окрестности г. Луги, у оз. Омчино, 26 VI 1990, № 228, А. Сенников, Н. Цвелев, А. Хааре (LE).

H. pannosum Boiss.: Prov. Batum, Distr. Artvin, ad rupes in pineto supra p. Churdzan, 26 VIII (8 VIII) 1911, HFR N 399, G. Woronow (LE).

H. pellucidum Norrl.: Ленинградская обл., окрестности ст. Ястребино, 17 VI 1993, И. Илларионова, А. Сенников (LE).

H. pervagum Jord. ex Boreau: Вологодская губ., Великоустюгский уезд, луг при слиянии рек Лузы и Юга, 21 VII 1911, А. Шенников (LE).

H. pictum Schleich. ex Pers.: France, Alpes du Dauphiné, Mont-Saint-Martin (Isere), Jun. 1896—1897, N 69, R. Neura (LE).

H. porrifolium L.: Oesterreich, Duchberg, I. Klinge (LE); Oesterreich, Kaernten, Aug. 1900, O. Krebs (LE).

H. pospichalii Zahn: Austria, in m. Santo pr. Goritiam, Sept. 1907, Hieracioth. Europ. N 300a, R. de Benz (LE).

H. pulmonarioides Vill.: Hortus bot. Petropolitanus, 3 IX 1841, det. Fries (LE).

H. racemosum Waldst. et Kit. (subsp. *italicum* (Fr.) Zahn): Hercegovina, ad urb. Dresnica, 20 X 1907, Hieracioth. Europ. N 397, K. Maly (LE).

H. racemosum Waldst. et Kit. (subsp. *provinciale* (Jord.) Zahn): Italia, in collibus supra Ventimiglia Liguriae, 23 Sept. 1905, Hieracioth. Europ. N 97, C. Blicnell et L. Pollini (LE).

H. linifolium Th. Sael. ex Lindeb. (=*H. savo-karelicum* Norrl.): Ленинградская обл., г. Павловск, парк, 12 X 1993, № 472, А. Сенников, И. Илларионова, А. Хааре (LE).

H. schmidtii Tausch (subsp. *ceratodon* Arv.-Touv.): France, Delphinatus, Monetierles-Bains, pr. Puy-Chevalier, 3 Aug. 1905, N 148, A. Faure (LE).

H. silvestre Tausch (*H. sabaudum* L. p. p., =*H. virgultorum* Jord.): Ленинградская обл., г. Павловск, парк, 8 X 1993, Н. Цвелев, А. Хааре; там же, 12 X 1993, И. Илларионова, А. Сенников, А. Хааре.

H. submarginellum (Zahn) Juxip ex Schljak.: Ленинградская обл., Лужский окр., Рудненский р-н, по левому берегу р. Плюссы близ д. Большие Поля, 9 VII 1929, С. Ганешин, В. Матисен (LE).

H. subpellucidum (Norrl.) Norrl.: сел. Усть-Уса, 14 VIII 1926, № 848, Ю. Цинзерлинг (LE).

H. sylvularum Jord. ex Boreau: Ленинградская обл., Дудергофские высоты, гора Ореховая, 1992, А. Сенников (LE).

H. transsilvanicum Heuff.: Закарпатская обл., Раховский р-н, между д. Свидовец и горой Близницей, 26 VII 1976, А. Хааре, Г. Конечная, А. Бородина (LE); Украина, Восточные Карпаты, близ горы Петрос, между с. Лазендина и турбазой Козмещик, 13 VIII 1993, Г. Конечная, А. Хааре (LE).

H. umbellatum L.: Ленинградская обл., Карельский перешеек, у берега Ладожского оз. близ с. Заостровье, 31 VIII 1989, № 602, Н. Цвелев (LE); Ленинградская обл., окрестности г. Тосно, 1992, А. Сенников (LE); Самарская губ., Бузулукский уезд, 8 VIII 1915, Л. Турский (LE); окрестности г. Херсона, Николаевский лес, VIII 1895, С. Федосеев (LE); Закарпатская обл., Раховский р-н, окрестности г. Рахова, на полонине г. Шоймул, 15 VIII 1947, А. Соколовский (LE); Ставропольский край, Александровский р-н, Правокалаусские высоты в районе с. Дубовка, 24.09.1988, № 66, Ю. Меницкий, В. Николаев (LE); Мурманская обл., левый берег р. Поной в 5 км выше устья Лосинги, 18 VIII 1960, № 658, Н. Орлова, Е. Чернов, А. Свеженина (sub nom. *H. subarctophilum* Schljak.) (LE).

H. umbrosum Jord.: Hort. Lange Hauniae, VIII 1825 (LE).

H. villosum Jacq.: Herb. Schrader (LE).

H. virosum Pall.: Куйбышевская обл., Жигули, в бору на о-ве Середыш, 4 IX 1990, № 274, Н. Цвелев (LE).

H. vulgatum Fr.: Ленинградская обл., Дудергофские высоты, гора Воронья, 1992, А. Сенников (LE).

Hispidella hispanica Barnadez ex Lam.: Hispania, Braganca pr. Carragosa (Lusitania, Trasos-Montes e Alto Douro), inter segetes tritici solo schistoso, 6 Jul. 1971, N 8824, A. R. Pinto da Silva, Teles et Martins (LE).

Hololeion krameri (Franch. et Sav.) Kitam.: Japonia, prov. Mikawa. Imoo, 18 Nov. 1952, S. Kitamura (LE).

H. maximowiczii Kitam.: Korea, inter Ohemulpo et Seoul, Jul. 1902, M. Wasiliew (LE).

Pilosella caespitosa (Dum.) P. D. Sell et C. West.: Вологодская губ., Кадниковский уезд, Заречье, 17 VII 1925, № 1170, А. Шенников (LECB).

P. cymosa (L.) F. Schultz et Sch. Bip.: Ярославская губ., Большесельский р-н, у автодороги Большое Село—Новое Село, 16 VII 1993, № 368, И. Илларионова, А. Сенников (LE).

P. echioides (Lumn.) F. Schultz et Sch. Bip.: Липецкая обл., Галичья гора, 23.06.1967, Т 113, А. Григорьевская (LE).

P. lactucella (Wallr.) P. D. Sell et C. West: Петроградская губ., окрестности ст. Сиверская, д. Старосиверская, 19 VII 1923, Г. Воронкова (LECB).

P. officinarum F. Schultz et Sch. Bip.: Ленинградская обл., г. Пушкин, Александровский парк, берег пруда у Федоровского городка, 20.06.1993, № 288, А. Сенннков (LE).

P. praealta (Vill. ex Gochn.) F. Schultz et Sch. Bip.: Псковская обл., Себежский р-н, близ д. Алоль, 16 VI 1963, № 90, П. Добряков (LECB).

Stenotheca crepidisperma (Fries): Mexico, State of Mexico, valley of Toluca, hillsides, 17 Aug. 1892, N 4183, C. G. Pringle (LE).

S. gronovii (L.): USA, Beltsville, 20 VI 1950, F. Petrak (LE); USA, Tennessee, 7 mi. S. Woodbury, sandy clay of swale in oak barrens, 18 Sept. 1974, N 54278, R. Kral (MO); USA, Louisiana, around Lookout Tower beside paved road in Bodcau Wildlife Management Area northeast of Bellevue, 26 Aug. 1988, N 107038, R. D. Thomas, C. Slaughter (MO).

S. mandonii (Sch. Bip.): Bolivia, Sorata, 10000 ft., Feb. 1886, N 1651, H. H. Rusby (LE).

S. mariana (Willd.): USA, in dry sandy woods margins, Clermont, Cape May County, New Jersey, 20 Sept. 1974, N 29006, A. L., H. N. Moldenke (MO).

S. paniculata (L.): USA, Massachusets, woodland, on Chesterfield Road, near Montague Road, northeast corner of Westhampton, 20 Aug. 1977, N 84706, H. E. Ahles (MO).

S. pringlei (A. Gray): Mexico, State of Jalisco, dry gravelly banks near Guadalajara, July 1893, N 4461, C. G. Pringle (LE).

S. tristis (Willd. ex Spreng.) Schljak.: Сахалинская обл., Курильские о-ва, о-в Парамушир, 17 VIII 1971, Герб. фл. СССР № 5949, Т. Нечаева, Н. Пробатова (LE).

Tolpis altissima Poir.: Graecia, Rhodos, 12 Jun. 1883, Th. Pichler (LE).

T. barbata (L.) Gaertn.: Portugal, Caldos la Ranha, 24.06.1966, N 4368, B. Verdcourt (LE).

T. staticifolia (All.) Sch. Bip.: France, Hautes-Alpes environs de Cap, 20 Juill. 1927, C. d'Alleizette (LE).

Для изучения развития семянок выбран модельный вид *Hieracium umbellatum*, являющийся перекрестноопыляемым амфимиктом. Материал собран в окрестностях д. Меньково Гатчинского р-на Ленинградской обл. летом 1994 г.

Семянки размачивались в смеси спирта, глицерина и воды (1 : 1 : 1). Развивающиеся семянки фиксировались в 70 %-ном этиловом спирте. Поперечные срезы семянок получены с помощью замораживающего микротома. Готовые препараты заключались в глицерин-желатин. Срезы проводились в средней части зрелых семянок, взятых из внутренней части корзинки. Для окраски срезов применялся сафранин. Рисунки сделаны с помощью рисовальных аппаратов РА-6 и РА-7 при следующем увеличении: для схем — 15 × 10, для рисунков — 15 × 20. Морфологические признаки плодов изучались под бинокулярной лупой МБС-2.

Скульптура поверхности семянок изучена у 32 видов *Hieracium*, 6 видов *Pilosella*, 5 видов *Stenotheca*, 4 видов *Andryala*, 3 видов *Tolpis*, 2 видов *Hololeion* и по 1 виду *Hispidella* и *Arnoseris*. Исследование проводилось на сканирующих электронных микроскопах АВТ-55 и JSM-35C.

Для сравнения с описаниями анатомических признаков семянок других родов сложноцветных мы следовали терминологии, использованной в работе P. Lavialle (1912), а также в современных работах по трибе *Cichorieae* (Pak, Kawano, 1990a, b; Sennikov, Illarionova, 1999). Для описания поверхности семянки мы применили терминологию W. Barthlott (1981, 1984). Исследован рельеф поверхности всех частей семянки; описание выполнено по наиболее богатым признаками фрагментам поверхности, расположенным между ребрами семянки в ее средней части.

В описаниях родов мерные признаки (размеры семянки, число рядов клеток склеренхимы, толщина клеточных стенок) указаны только для отдельных видов. Мерные признаки семянок изученных видов *Hieraciinae* (за исключением семянок *Hieracium coreanum* и видов *Hololeion* и *Arnoseris*, имеющих особое строение) даны в таблице.

Результаты исследования

Развитие семянки *Hieracium umbellatum*

В стенке завязи со зрелым семязачатком перед оплодотворением на поперечном срезе (рис. 1, *1*) различимы 2 зоны: наружная — из 4—6 рядов плотно расположенных мелких клеток и внутренняя — более рыхлая, из 4—5 рядов более крупных клеток с большими межклетниками. Протоплазма и клеточные ядра большей части

Признаки семянок видов подтрибы *Hieraciinae* (кроме *Tolpis*)

Вид	Размеры семянки, мм		Число рядов клеток склеренхимы			Стенки клеток склеренхимы (по толщине)	Наличие микропапилл на поверхности клеток экзокарпия	Длина выростов наружных периклинальных стенок клеток экзокарпия
	длина	ширина	в межреберных участках	в ребрах без проводящего пучка	в ребрах с проводящим пучком			
Hieracium	2.0—4.4	0.5—0.8						
Sect. *Hieracium*								
H. basifolium	2.0—3.3	0.5—0.6	2—3	1—3	4—5(6)	Средние	Не изучен	Не изучен
H. chloromaurum	3.1—3.3	0.5—0.6	2—3	1—3	4—5(6)	»	» »	» »
H. diversifolium	3.0—3.7	0.6—0.7	2—3	(1)2—4(5)	5—6	»	» »	» »
H. hjeltii	3.0—3.3	0.6	2—3	1—4	4—6	»	» »	» »
H. incurrens	3.0—3.4	0.6—0.7	2—3	1—3	4—6	»	» »	» »
H. koehleri	2.7—3.0	0.6	2—3	1—3	4—5(6)	»	» »	» »
H. patale	2.5—3.0	0.5—0.6	2—3	1—4	4—6	»	+	Средние
H. pellucidum	2.9—3.3	0.6	2—3	1—3	4—6	»	Не изучен	Не изучен
H. submarginellum	3.0—3.3	0.6	2—3	1—3(4)	4—6	»	» »	» »
H. subpellucidum	3.7—3.9	0.6—0.7	2—3	1—3	4—5(6)	»	» »	» »
H. sylvularum	2.9—3.2	0.5—0.6	2—3	1—3	4—6	»	» »	» »
H. vulgatum	3.0—3.6	0.6	2—3	1—3(4)	4—6	»	+	Средние
Sect. *Transsilvanica*								
H. mikulinkae	2.4—2.8	0.5	1—2	1—3	3—4	Тонкие	+	»
H. transsilvanicum	2.7—3.0	0.5—0.6	1—2	1—3	4—5	»	+	Короткие
Sect. *Glauca*								
H. bupleuroides	3.4—4.0	0.7—0.8	2—3	2—4	4—5	Толстые	—	»
H. glaucum	3.5—4.0	0.7—0.8	(2)3(4)	2—5	4—6	»	—	Средние
H. porrifolium	3.0—3.6	0.6—0.7	3(4)	2—4	4—6	Средние	—	Короткие
Sect. *Aurella*								
H. villosum	3.2—3.7	0.7—0.8	3—4	2—4	4—6	»	—	Длинные
Sect. *Cerinthoidea*								
H. cerinthoides	3.1—3.6	0.7—0.8	2—3	2—4	4—6	»	+	Средние
Sect. *Oreadea*								
H. schmidtii	3.0—3.3	0.6—0.7	2(3)	2—4	5—7	Толстые	+	»
Sect. *Lanatella*								
H. pictum	3.5—3.8	0.6—0.7	2(3)	2—4	5—6	Средние	+	»
Sect. *Lanata*								
H. lanatum	3.0—3.5	0.6—0.7	2—3	1—4(5)	4—6	»	+	Длинные

ТАБЛИЦА (*продолжение*)

Вид	Размеры семянки, мм		Число рядов клеток склеренхимы			Стенки клеток склеренхимы (по толщине)	Наличие микропапилл на поверхности клеток экзокарпия	Длина выростов наружных периклинальных стенок клеток экзокарпия
	длина	ширина	в межреберных участках	в ребрах без проводящего пучка	в ребрах с проводящим пучком			
Sect. *Heterodonta*								
H. humile	3.0—3.3	0.7—0.8	2—3	2—5	4—6	Толстые	+	Средние
Sect. *Alpina*								
H. alpinum	3.6—4.3	0.6—0.8	3—4	2—5	5—6(7)	Средние	—	Очень короткие
Sect. *Amplexicaulia*								
H. amplexicaule	2.9—3.4	0.6—0.7	2(3)	2—4	4—6	»	+	Короткие
H. pulmonarioides	3.5—3.9	0.7—0.8	2(3)	1—4	4—6	»	+	Средние
Sect. *Prenanthoidea*								
H. karelorum	3.3—3.8	0.7—0.8	2—3	2—4(5)	5—6(7)	Толстые	—	Очень короткие
Sect. *Alpestria*								
H. gemellum	3.6—4.2	0.6—0.8	2—3	1—4(5)	4—6	Средние	+	Средние
H. umbrosum	3.5—4.2	0.5—0.6	2—3	1—4	4—6	»	+	Очень короткие
Sect. *Tridentata*								
H. laevigatum	2.8—3.1	0.6	2—3	1—4(5)	4—6	»	+	Длинные
H. linifolium	2.6—3.2	0.5—0.6	2—3	1—4	4—5(6)	»	+	»
Sect. *Umbellata*								
H. pervagum	3.7—4.1	0.6—0.7	3(4)	2—5	4—6	»	+	Средние
H. umbellatum	2.3—3.3	0.5—0.6	(2)3—4	2—4	4—6	»	+	»
Sect. *Foliosa*								
H. virosum	2.9—3.4	0.6	(2)3(4)	2—4	5—6	»	+	»
Sect. *Eriophora*								
H. eriophorum	4.1—4.4	0.7—0.8	(2)3	2—5	7—9	»	—	»
Sect. *Accipitrina*								
H. silvestre	3.5—4.0	0.6—0.7	2—3	1—4(5)	4—6	»	+	»
Sect. *Italica*								
H. racemosum (Italica-Glauca)	2.8—3.5	0.7—0.8	2(3)	1—3(4)	4—6	»	+	Короткие
H. pospichalii (Italica-Cerinthoidea)	3.1—3.5	0.6—0.7	(2)3	2—4	4—6	»	+	»
H. nobile	3.0—3.5	0.7—0.8	(2)3	2—4	4—6	Толстые	+	Средние
Sect. *Schmalhauseniana*								
H. atrocephalum	2.8—3.2	0.6—0.7	1—2	(1)2—4	5—7	Средние	+	Длинные

Sect. *Pannosa*								
H. pannosum	3.8—4.2	0.7—0.8	2—4	2—4	5—7	»	—	Очень короткие
Stenotheca	1.8—6.0	0.35—0.7						
S. crepidisperma	(3)3.8—6.0	0.5—0.6	1	2—5	4—6	Тонкие	+	Средние
S. gronovii	3.0—3.6	0.4—0.45	1	1—2	3—5	»	+	»
S. mandonii	1.8—2.0	0.6—0.7	1	1—4	4—5	»	Не изучен	Не изучен
S. mariana	3.6—4.2	0.35—0.4	1	1—2	(2)3—4	»	+	Короткие
S. paniculata	2.5—3.0	0.5—0.6	1	2—3	4—6(7)	»	+	Средние
S. pringlei	3.0—3.3	0.5—0.6	1	2—5	5—6	»	+	Длинные
S. tristis	2.2—3.0	0.5(0.6)	1—2	1—2	4—6(7)	»	+	»
Pilosella	1.1—2.7	0.3—0.5						
P. caespitosa	1.1—1.4	0.3	1	1	3—5	»	+	»
P. cymosa	1.5—1.8	0.3	1	1	2—4	»	+	»
P. echioides	1.5—1.8	0.3	1	1	2—4	»	+	Средние
P. lactucella	1.1—1.4	0.3(0.4)	1	1	2—4	»	+	Длинные
P. officinarum	2.3—2.7	0.4—0.5	1	1(2)	2—5	»	+	»
P. praealta	1.4—1.6	0.3	1	1(2)	3—4	»	+	»
Andryala	0.9—1.6	0.35—0.5						
(A. agardhii)	2.9—3.1	0.6—0.7	2—3	2—4	7—11	Средние	+	»
A. floccosa	0.9—1.1	0.35	—	1—2	4—5	Тонкие	+	Короткие
A. integrifolia	1.0—1.2	0.35	—	1—3	4—6	»	+	»
A. modagorensis	1.4—1.6	0.4—0.5	—	1—3	4—6	»	+	»
Hispidella								
H. hispanica	1.4—1.7	0.4—0.5	1	2—3	2—3(4)	Толстые	—	Средние

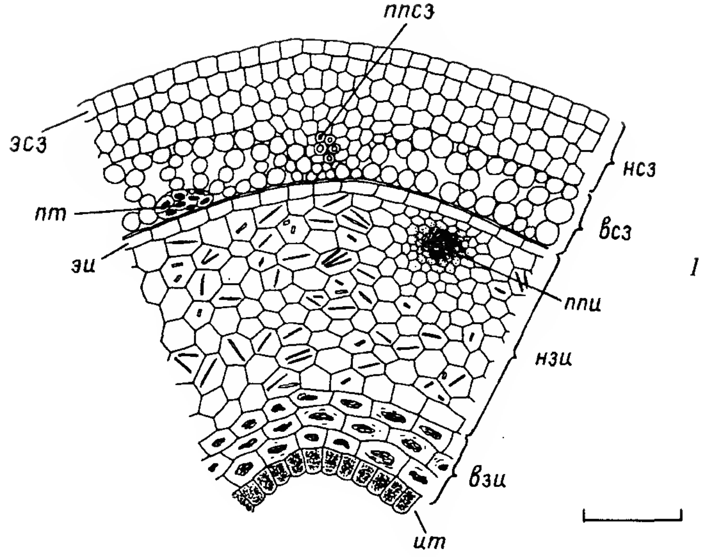


Рис. 1. Фрагменты поперечных срезов завязи и перикарпия семянки *Hieracium umbellatum* на разных стадиях развития.

1 — стенка завязи и интегумент перед оплодотворением. *нсз* — наружная зона стенки завязи, *всз* — внутренняя зона стенки завязи, *эсз* — наружная эпидерма стенки завязи, *ппсз* — проводящий пучок стенки завязи, *пт* — проводниковая ткань, *нзи* — наружная зона интегумента, *взи* — внутренняя зона интегумента, *эи* — наружная эпидерма интегумента, *ппи* — проводящий пучок интегумента, *ит* — интегументальный тапетум. *2* — перикарпий: *а*, *б* — после оплодотворения, *в* — зрелая семянка. *п* — перикарпий, *экз* — экзокарпий, *мз* — мезокарпий, *энд* — эндокарпий, *ск* — семенная кожура, *э* — эндосперм; *вп* — воздушная полость. Масштабная линейка — 100 мкм.

клеток внутренней зоны разрушены под воздействием веществ, выделяемых семязачатком в процессе дифференциации (Александров, Савченко, 1951). Наружная эпидерма стенки завязи покрыта кутикулой. Прямоугольные клетки эпидермы почти не отличаются по размерам от многоугольных клеток наружной зоны. Во внутренней зоне находятся 5 проводящих пучков, примыкающих к клеткам наружной зоны. На внутренней стороне стенки завязи расположены 2 тяжа ослизненной проводниковой ткани — пути прохождения пыльцевых трубок (Александров, Савченко, 1951).

Интегумент также подразделяется на 2 зоны: наружную — из 10—11 рядов клеток с клеточным содержимым и внутреннюю — из 3—4 рядов клеток в состоянии облитерации. Процесс разрушения сначала затрагивает клеточное содержимое. Клетки наружной эпидермы интегумента покрыты кутикулой. На поперечном срезе в наружной зоне интегумента под эпидермой видны 2 группы мелких клеток с густым содержимым; в центре каждой группы расположен проводящий пучок интегумента, дугообразно опоясывающий зародышевый мешок от основания семязачатка к его верхушке и обратно.

Внутренняя эпидерма интегумента представлена одним рядом радиально вытянутых клеток интегументального тапетума. В клетках наружной зоны интегумента обнаружены кристаллы оксалата кальция в виде узких призм (по 1—3 в почти каждой клетке).

После оплодотворения начинается превращение стенки завязи в перикарпий. Происходит постепенное утолщение оболочек клеток наружной зоны стенки завязи по всей окружности семянки, продолжается облитерация клеток ее внутренней зоны (рис. 1, *2а*). Под действием ферментов интегументального тапетума (Bortwick, Robbins, 1928; Cuthbertson, 1974) внутренняя зона интегумента резорбируется почти полностью.

В ходе развития плода наружная эпидерма стенки завязи трансформируется в экзокарпий, наружная зона — в мезокарпий. К моменту созревания семянки клетки

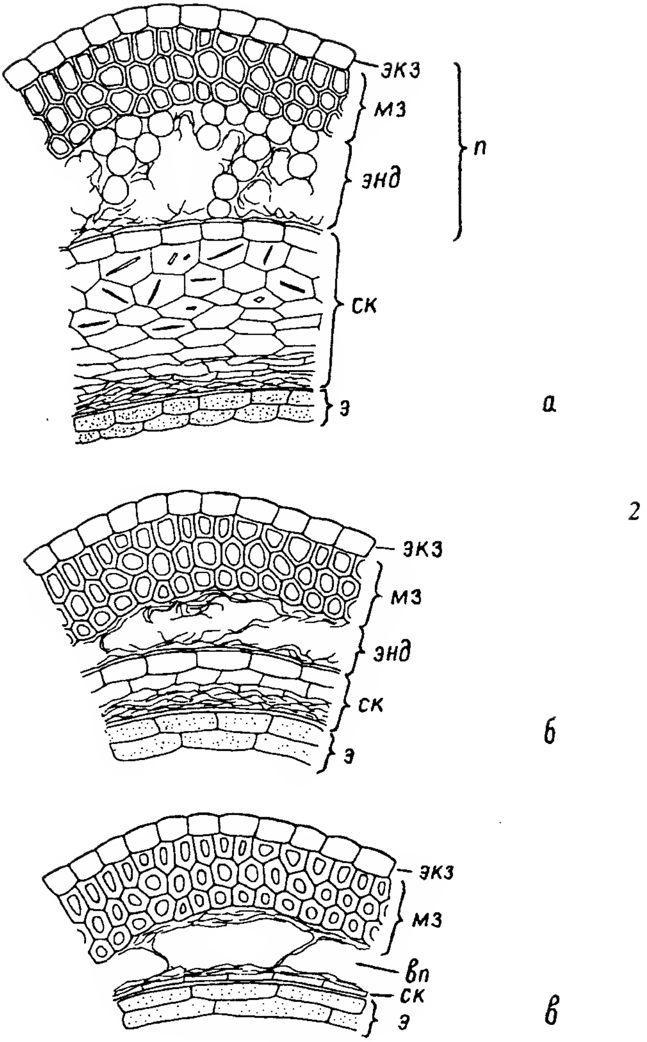


Рис. 1 (*продолжение*).

наружной зоны дифференцируются в толстостенные склеренхимные клетки мезокарпия; проводящие пучки деформируются. Внутренняя зона стенки завязи практически разрушается; в зрелом плоде сохраняются только фрагменты клеточных стенок и крупные полости (рис. 1, *2б*, *в*).

Интегументальный тапетум разрушается, за исключением его внутренних стенок, которые сохраняются в виде тонкой мембраны, прилегающей к наружному ряду тангенциально вытянутых клеток эндосперма.

Зрелая семенная кожура представлена тонким слоем разрушенных и сжатых клеток интегумента (но отметим, что у некоторых видов *Stenotheca* и *Andryala* сохраняется один ряд полуразрушенных клеток наружной эпидермы интегумента). Кристаллы оксалата кальция в клетках наружной зоны исчезают по мере разрушения интегумента.

К моменту созревания семени зародыш окружают 2 ряда клеток эндосперма.

Морфологическое и анатомическое строение семянок

На поперечном срезе зрелой семянки различимы следующие структуры: перикарпий, состоящий из клеток экзокарпия и мезокарпия, а также оболочек разрушенных клеток эндокарпия; облитерированная семенная кожура; 2 ряда (у *Arnoseris minima* — 1 ряд) клеток эндосперма, окружающие зародыш.

По литературным данным (Pandey et al., 1978), у семянок *Hieracium alpinum*, *H. anfractum* Fr. (*Vulgata* group), *H. amplexicaule*, *H. caespitosum* (=*Pilosella caespitosa*), *H. murorum* L. (s. l.) сохраняется клеточное строение экзотесты, в клетках которой (*H. caespitosum*, *H. anfractum*) может присутствовать темный пигмент. Наше исследование данных видов (*H. anfractum* — апомиктический «микровид» из агрегата *H. vulgatum* Fr. s. l., к которому в нашей работе относятся *H. subpellucidum*, *H. vulgatum* s. str., *H. incurrens*, *H. diversifolium*) не подтверждает эти наблюдения.

Слабовыраженная гетерокарпия имеется только у монотипного рода *Arnoseris*. В других родах подтрибы *Hieraciinae* гетерокарпия не обнаружена, но потенциальная возможность ее не исключена (в частности, цветки наружного ряда, специализированные у многих цикориевых, у некоторых видов *Hieracium* несколько отличаются от прочих цветков корзинки по опушению венчика).

Описания признаков главных карпологических групп

1. *Hieracium* pro majore parte

Семянки от темно-коричневых до черноватых, красно-коричневые различных оттенков, соломенно-желтые, цилиндрические, от вершины до нижней трети равноутолщенные или слегка суженные в верхней части, с усеченной верхушкой и коротконусовидно суженным основанием. Краевые семянки обычно слегка изогнуты и неотчетливо сжаты. Семянки с 10 (редко 10—18) отчетливыми продольными ребрами, различными по размеру и форме: более широкие и выступающие, нередко увеличивающиеся к основанию («большие») ребра чередуются с более мелкими, иногда исчезающими к основанию семянки ребрами («малыми»). Обычно ребра хорошо выражены, но иногда бывают сглаженными (в сечении плоды ребристые или угловатые). Верхушки «малых» ребер несколько возвышаются над валиком, а верхушки «больших» ребер скошены и соответствуют углублению в валике. У некоторых видов верхушки «больших» ребер несколько клювовидно отогнуты, что больше всего выражено у *Hieracium humile*. На основании семянки в месте прикрепления к цветоложу имеются 5 слабо различимых углублений, находящихся под «большими» ребрами. Паппус желтоватый или грязно-белый, реже кремово-белый, однорядный, иногда с нечетко выраженным дополнительным наружным рядом из мелких слабых щетинок.

Клетки экзокарпия (рис. 2, *1*—*6*; табл. I, *1*) с тонкими стенками, содержат темное вещество (танины). Исключением являются *H. karelorum* и *H. pannosum*, у которых танинов нет и клетки экзокарпия в поперечном сечении выглядят U-образными — с вогнутой наружной периклинальной стенкой. У большинства видов *Hieracium* клетки экзокарпия снабжены выростами, расположенными на апикальном конце клетки и направленными к верхушке семянки; у немногих видов выросты отсутствуют.

Мезокарпий состоит из нескольких рядов толстостенных клеток склеренхимы, образующей на срезе сплошное кольцо, прилегающее к экзокарпию. Кольцо склеренхимы сильно утолщено в «малых» ребрах, где находятся остатки проводящих пучков. Число рядов клеток склеренхимы в этих ребрах варьирует у разных видов от 3 до 9. В пределах одной семянки ширина кольца склеренхимы в «больших» ребрах может увеличиваться к основанию ребра на 1—2 ряда клеток и уменьшаться к его верхушке до 1—2 рядов клеток. Основной объем «больших» ребер в зрелой семянке занимают оболочки разрушенных клеток (бывшие клетки паренхимы внутренней

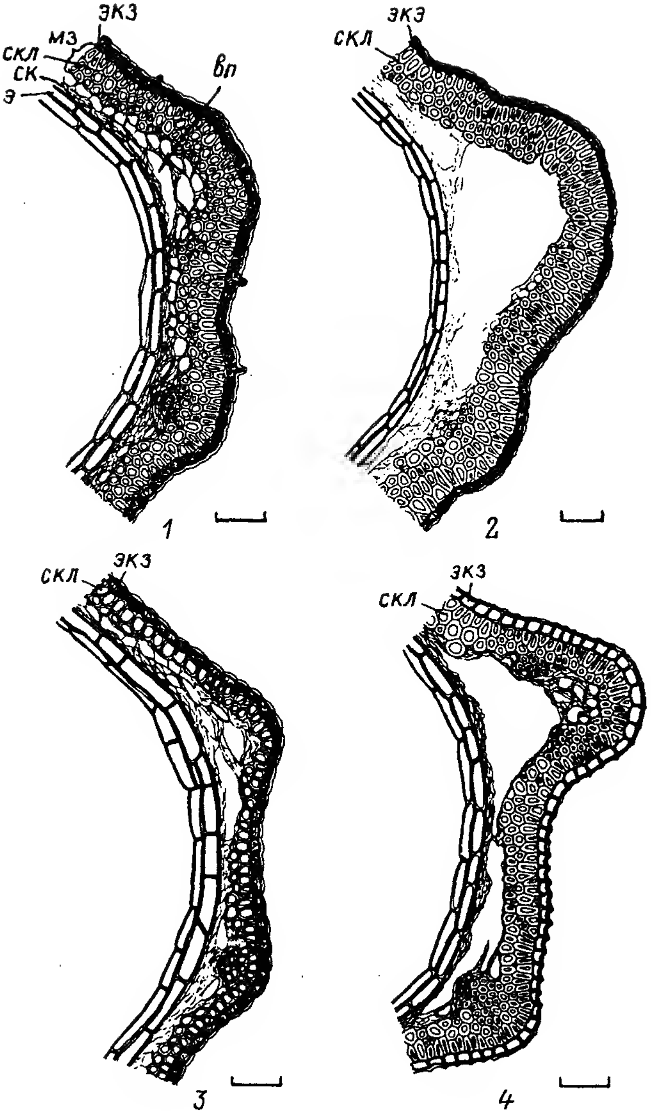


Рис. 2. Фрагменты поперечных срезов зрелой семянки видов подтрибы *Hieraciinae*.

1 — *Hieracium umbellatum*, *2* — *H. alpinum*, *3* — *H. transsilvanicum*, *4* — *H. karelorum*, *5* — *H. atrocephalum*, *6* — *H. coreanum*, *7* — *Pilosella cymosa*, *8* — *Stenotheca tristis*, *9* — *S. mandonii*, *10* — *Andryala floccosa*, *11* — *Arnoseris minima*, *12* — *Tolpis staticifolia* (схема поперечного среза), *13* — *Tolpis staticifolia*, *14* — *Hololeion krameri*, *15*— *H. maximowiczii* (схема поперечного среза), *16* — *H. maximowiczii*. *к* — кутикула, *экз* — экзокарпий, *мз* — мезокарпий, *энд* — эндокарпий, *скл* — склеренхима, *ск* — семенная кожура, *э* — эндосперм, *сд* — семядоли; *вп* — воздушная полость. Масштабная линейка; 1—11, 13, 14, 16 — 50 мкм; 12, 15 — 100 мкм.

зоны стенки завязи) или полость неправильной формы, располагающаяся на месте этих клеток. В межреберных участках имеются 2—4 ряда клеток склеренхимы. Максимальное число склеренхимных клеток в перикарпии (3—4 ряда в межреберных участках и «больших» ребрах) насчитывается у семянок видов *H. umbellatum* (рис. 2, *1*) и очень близких к нему *H. subarctophilum* и *H. pervagum*, а также *H. alpinum* (рис. 2, *2*), *H. villosum*, *H. porrifolium*, *H. glaucum*, *H. virosum* и *H. pannosum* (табл. I, *1*). Бóльшая часть изученных видов (*H. silvestre*, *H. gemellum*, *H. linifolium*, *H. laevigatum*, *H. sylvularum*) имеют в кольце склеренхимы 2—3 ряда клеток. Виды *H. trans-*

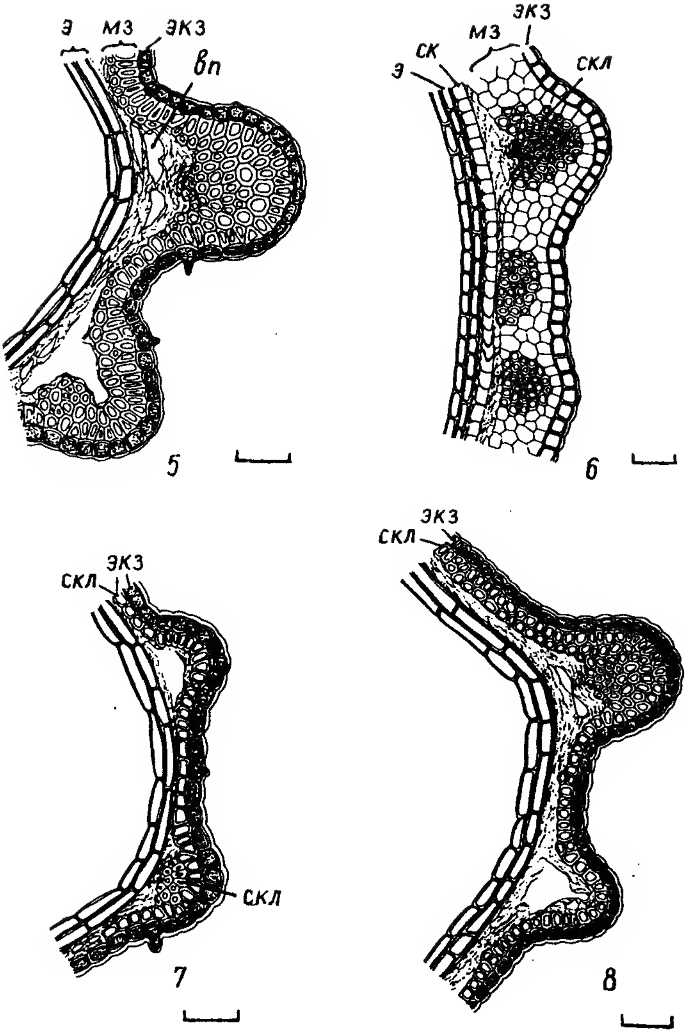


Рис. 2 (*продолжение*).

silvanicum (рис. 2, *3*) и *H. mikulinkae* выделяются среди всех других исследованных видов наиболее тонким мезокарпием (и сравнительно тонкими стенками клеток склеренхимы), насчитывающим в межреберных участках только 1—2 ряда клеток. Изменчивость числа рядов клеток и толщины клеточных стенок склеренхимы в перикарпии в пределах одного вида незначительна.

Толщина оболочек клеток склеренхимы несколько варьирует в пределах рода. Виды *H. glaucum*, *H. bupleuroides*, *H. schmidtii*, *H. humile*, *H. karelorum* (рис. 2, *4*), *H. pyrenaicum* отличаются от других исследованных видов более утолщенными стенками клеток склеренхимы.

У большинства изученных видов *Hieracium* в перикарпии обнаружены 5 проводящих пучков (исключением являются *H. atrocephalum* и *H. umbrosum*, в перикарпии которых может быть 5—9 проводящих пучков).

Довольно своеобразное строение имеют семянки *H. atrocephalum*, относящегося к монотипной секции *Schmalhauseniana*. У этого вида (рис. 2, *5*), так же как у *H. transsilvanicum* и *H. mikulinkae*, мезокарпий состоит только из 1—2 рядов клеток

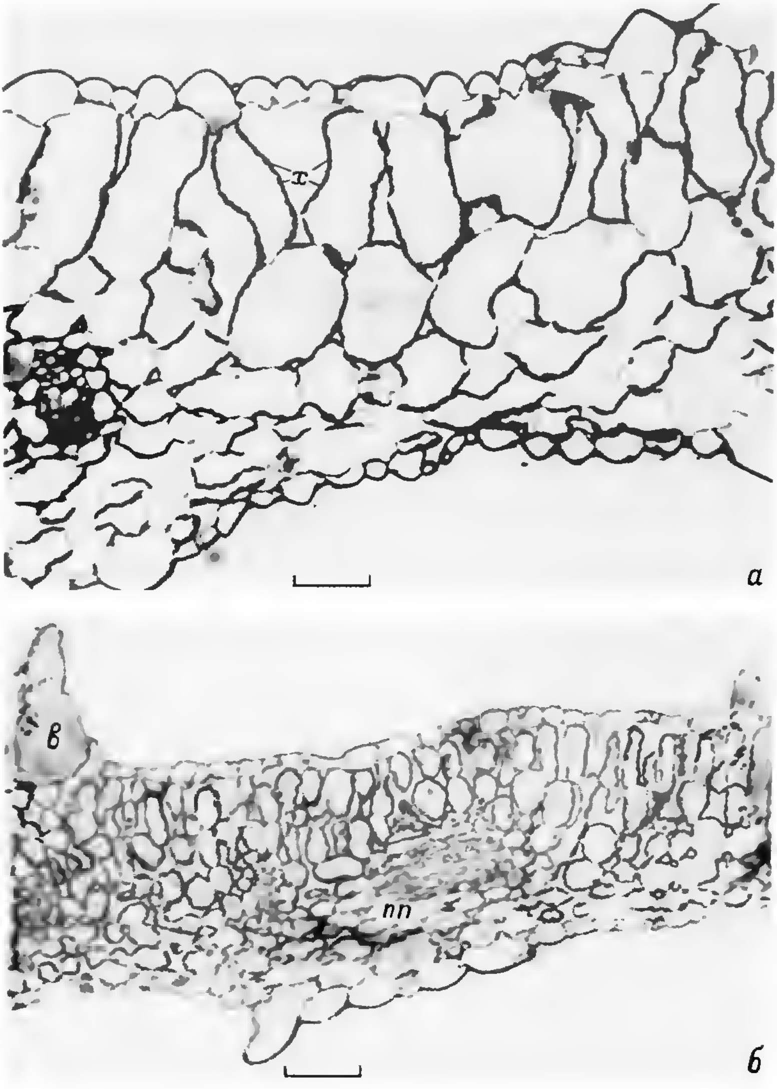


Таблица I. Строение закончившего рост (*а*) и растущего путем растяжения (*б*) листа *Arabidopsis thaliana* на поперечном срезе.

в — кроющий волосок, *пп* — проводящий пучок, *х* — хлоропласты. Масштабная линейка — 50 мкм.

К с. 7

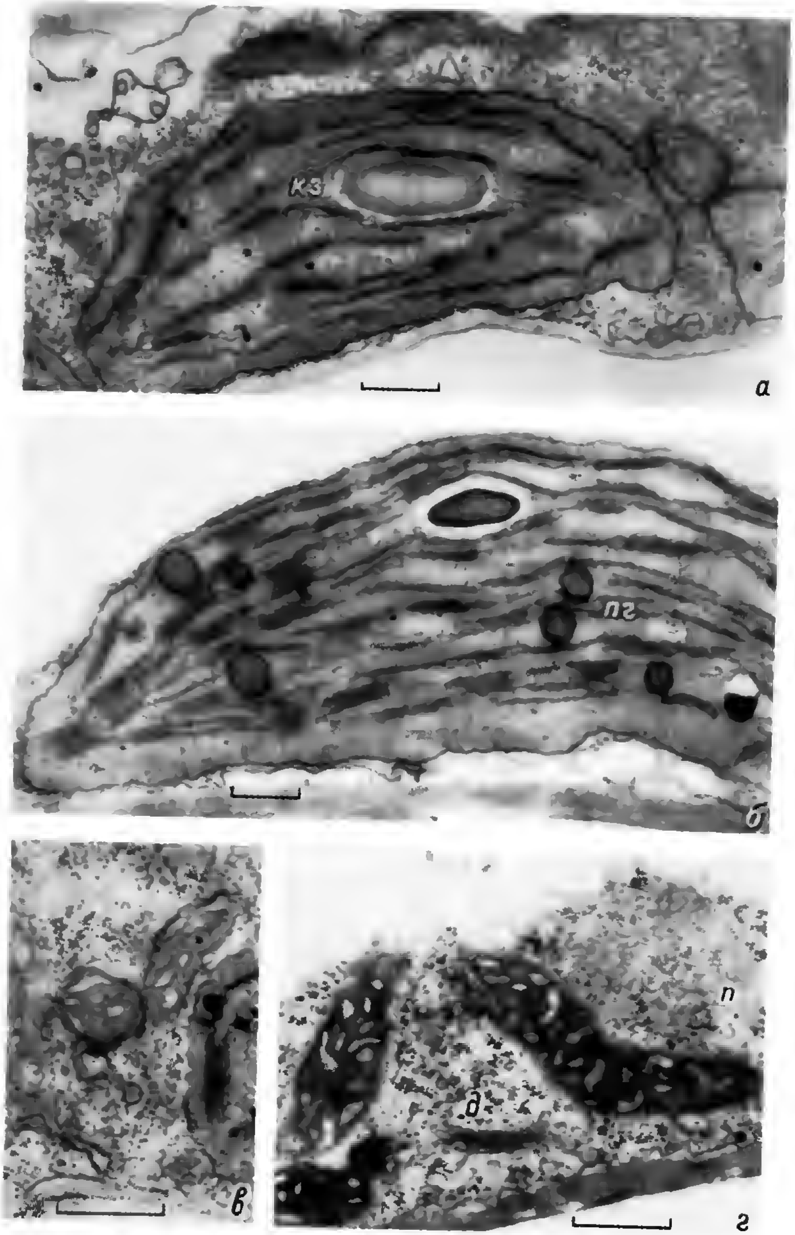


Таблица II. Ультраструктура органелл клеток палисадного мезофилла растущего растяжением (*а*, *в*) и закончившего рост (*б*, *г*) листьев *Arabidopsis thaliana*.

д — диктиосома, *кз* — крахмальное зерно, *п* — пероксисома, *пг* — пластоглобула. Масштабная линейка — 0.5 мкм.

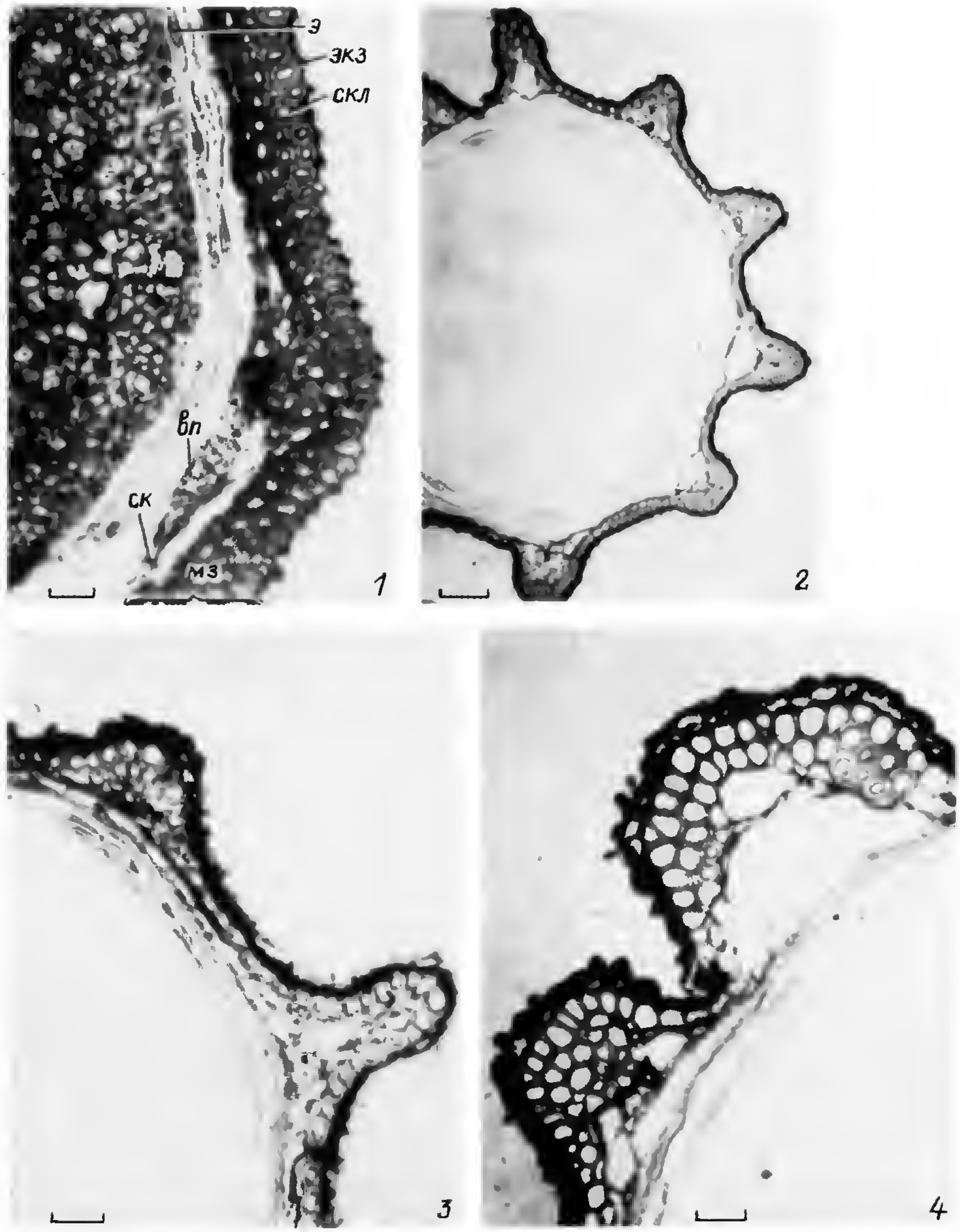


Таблица I. Фрагменты поперечных срезов зрелой семянки различных видов *Hieraciinae*.

1 — *Hieracium pannosum*, *2* — *Stenotheca paniculata*, *3* — *S. gronovii*, *4* — *S. pringlei*. *экз* — экзокарпий; *мз* — мезокарпий, *скл* — склеренхима, *ск* — семенная кожура, *э* — эндосперм, *вп* — воздушная полость. Масштабная линейка: *1*, *3*, *4* — 50 мкм; *2* — 120 мкм.

К с. 52

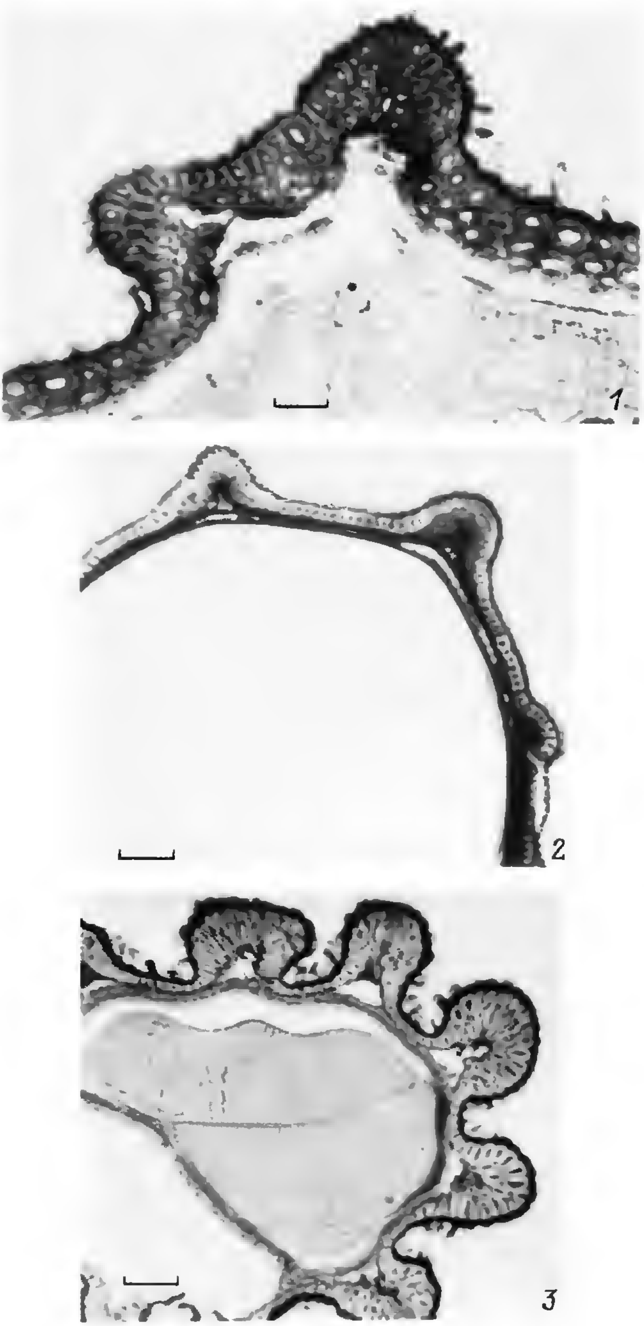


Таблица II. Фрагменты поперечных срезов зрелой семянки различных видов *Hieraciinae*.

1 — *Andryala agardhii*, *2* — *Arnoseris minima*, *3* — *Hispidella hispanica*. Масштабная линейка: *1* — 50 мкм; *2*, *3* — 120 мкм.

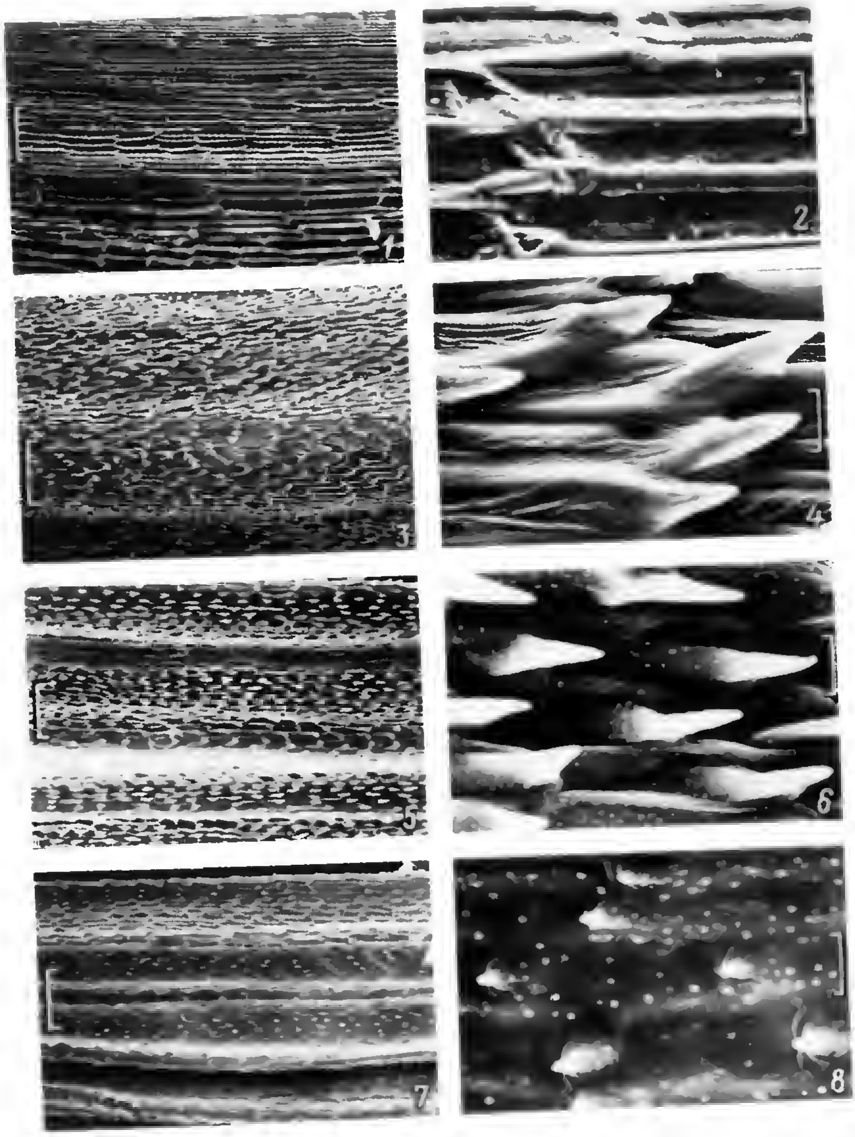


Таблица III. Скульптура поверхности семянки различных видов *Hieraciinae* (СЭМ).

1, 2 — *Hieracium pannosum*; *3, 4* — *H. villosum*; *5, 6* — *Pilosella officinarum*; *7, 8* — *Stenotheca mariana*; *9, 10* — *S. pringlei*; *11, 12* — *Tolpis staticifolia*; *13, 14* — *Andryala integrifolia*; *15, 16* — *A. agardhii*; *17, 18* — *Hispidella hispanica*; *19, 20* — *Arnoseris minima*; *21* — *Hieracium nobile*. Масштабная линейка: *1, 3, 5, 7, 9, 11, 13, 15, 17, 19* — 50 мкм; *2, 4, 6, 8, 10, 12, 14, 16, 18, 20, 21* — 5 мкм.

К с. 54

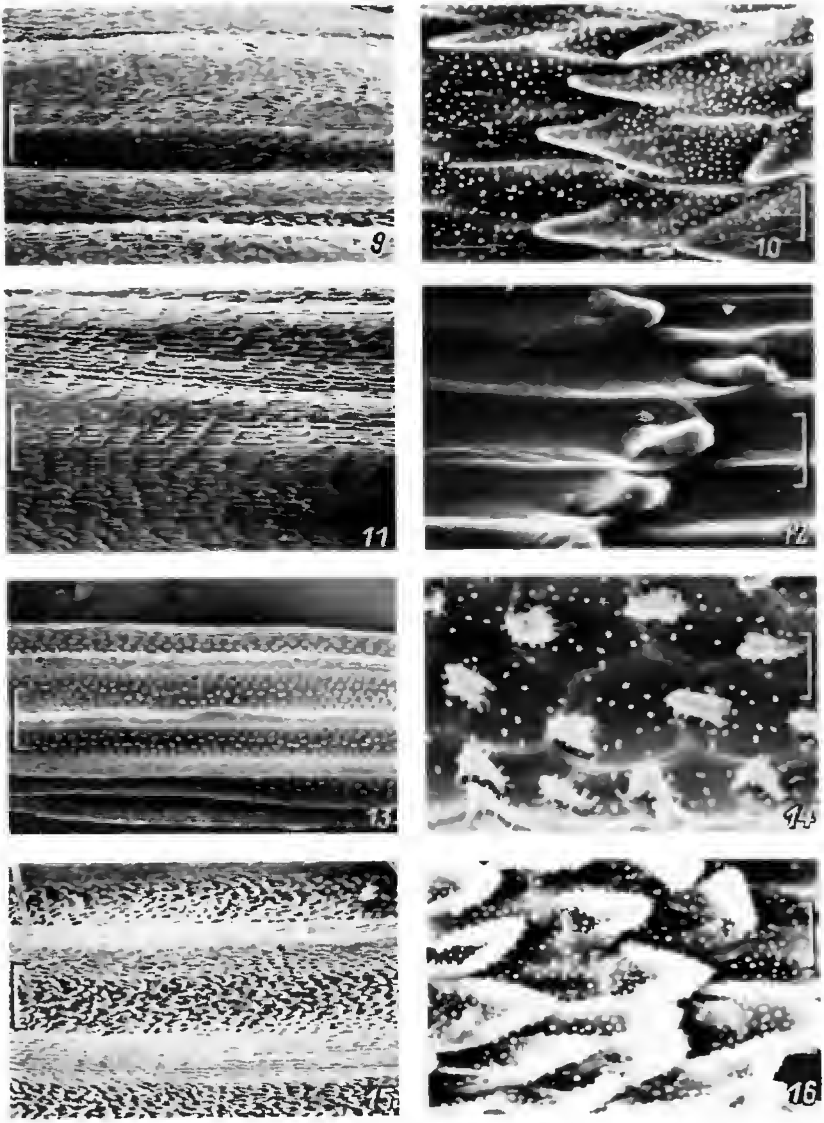
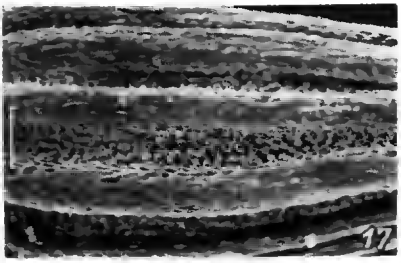
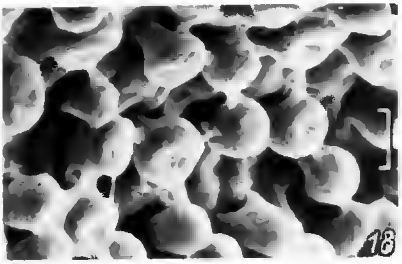
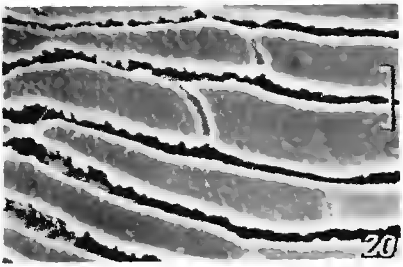


Таблица III (*продолжение*).


17


18

19


20

21

Таблица III (*продолжение*).

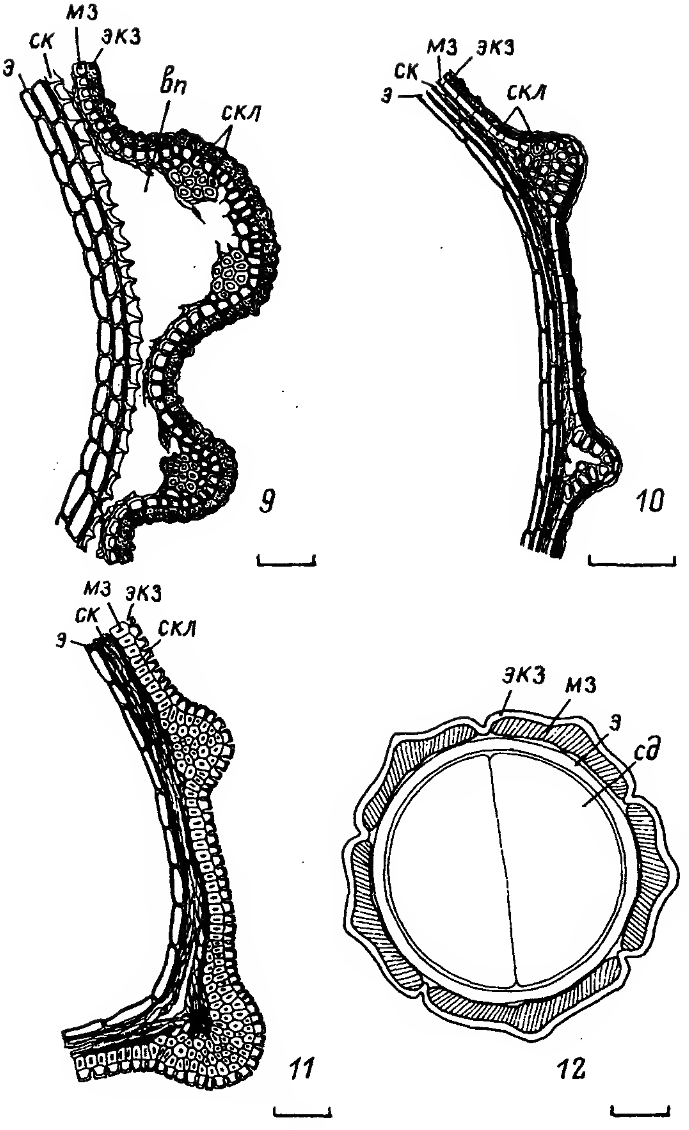


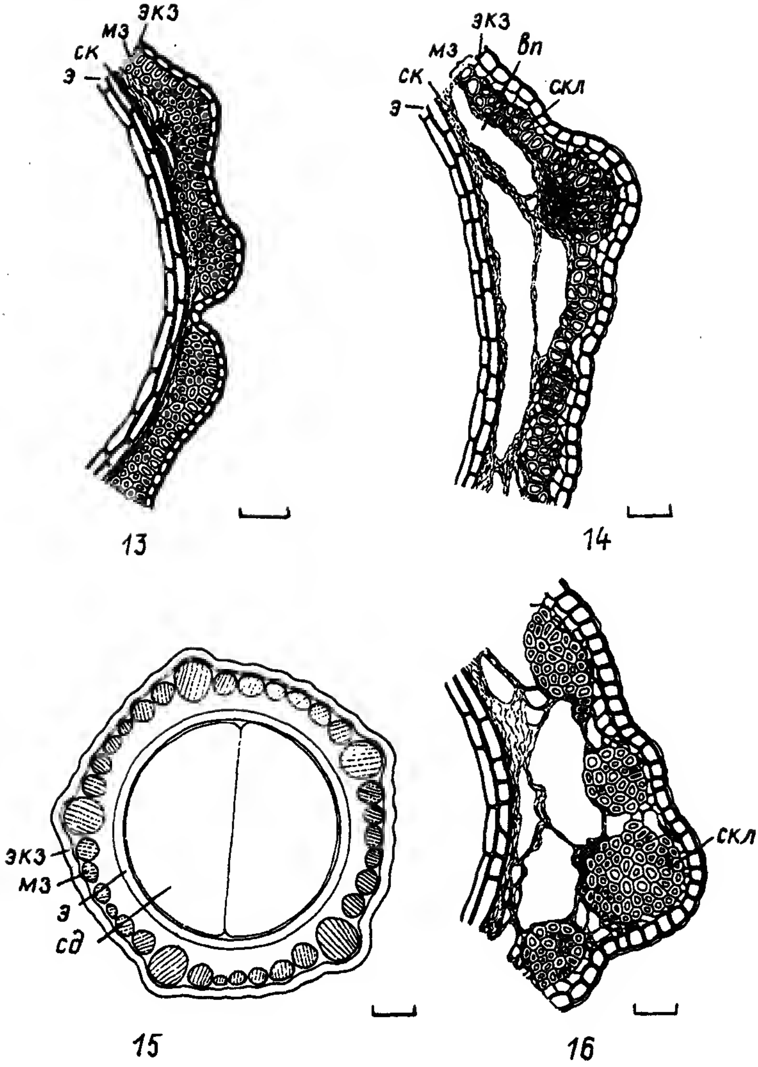
Рис. 2 (*продолжение*).

склеренхимы, но семянки отличаются непостоянным числом (10—18) ребер и их четкой и округлой формой. Единичные семянки с 10—14 ребрами встречаются также у *H. umbrosum*. Проводящие пучки перикарпия семянок этих видов проходят в каждом втором ребре.

2. *Hieracium coreanum* (рис. 2, 6)

Семянки 4.2—4.5 мм дл., 0.7—0.8 мм шир., коричневые, веретеновидные, суженные к верхушке и к основанию, с неясно ребристой поверхностью. Паппус грязно-белый, двурядный.

Клетки экзокарпия пигментированные, без выростов. В перикарпии склеренхима состоит из 18—20 тяжей, проходящих обособленно в средней и нижней частях



13 14 15 16

Рис. 2 (*продолжение*).

семянки и сливающихся на верхушке семянки в кольцо. Клетки паренхимы разделяют тяжи склеренхимы и отделяют их от экзокарпия. Проводящих пучков 5. В зрелых семянках сохраняется 1 ряд клеток экзотесты.

3. *Pilosella*

Форма семянок тождественна таковой у *Hieracium*, но плоды в среднем более мелкие. Семянка имеет всего 10 отчетливо выступающих округлых ребер, почти не различающихся по размеру. Верхушки ребер свободные, выступают над верхним краем семянки, чаще всего с выраженным клювовидным отгибом, почти одинаковым у «больших» и «малых» ребер: отгиб верхушки «малых» ребер направлен вверх, а «больших» ребер — отклонен в сторону. Паппус желтоватый, из одного ряда более тонких, чем у *Hieracium*, щетинок.

Клетки экзокарпия довольно крупные, с выростами, содержащие танины. Толщина склеренхимного кольца в межреберных участках и «больших» ребрах составляет

1 ряд клеток, в «малых» ребрах — 2—6 рядов клеток (*P. cymosa* — см. рис. 2, *7*). Склеренхимные клетки наружного ряда, прилегающие к экзокарпию, отличаются от клеток, заполняющих «малые» ребра, заметно менее утолщенными оболочками и иногда могут частично разрушаться в межреберных участках. Проводящих пучков 5.

4. *Stenotheca*

Семянки красно- или темно-коричневые, узко- или широкоцилиндрические, конусовидно суженные в основании, с 10 ребрами. Паппус из 1 ряда тонких короткоперистых щетинок. В пределах рода обнаружено большое разнообразие семянок, которые можно разделить по 4 типам.

а) Семянки первого типа (*S. paniculata* (табл. I, *2*), *S. tristis* (рис. 2, *8*)) морфологически сходны с таковыми видов рода *Hieracium*: цилиндрические, в нижней трети конусовидно суженные. Ребер 10, различных по размеру и форме: узкие и сильно выступающие, хорошо выраженные в основании семянки «большие» ребра чередуются с намного более мелкими, исчезающими к основанию семянки «малыми» ребрами. Верхушки ребер усеченные. Паппус желтоватый.

В зрелых семянках клетки экзокарпия содержат танины. Склеренхимные клетки образуют сплошное кольцо, составляющее в межреберных участках только 1 (*S. paniculata*) или 1—2 ряда (*S. tristis*) клеток, в «больших» ребрах — 1—2 ряда (*S. tristis*) или 2—3 ряда (*S. paniculata*), в «малых» ребрах — до 7 рядов. Проводящих пучков 5.

б) Семянки второго типа (*S. mariana* и *S. gronovii* (табл. I, *3*)) более-менее веретеновидные, несколько сужены в основании и постепенно сужены в верхней трети, с 10 очень узкими, невысокими ребрами, со спаянными в волнистый валик, слегка клювовидно отогнутыми верхушками. Паппус желтоватый.

Кольцо склеренхимы в межреберных участках состоит из 1 ряда клеток, в «больших» ребрах — из 1—3 рядов клеток, в «малых» ребрах — из 4—5 рядов клеток.

в) Семянки третьего типа (*S. mandonii* (рис. 2, *9*)) по форме весьма похожи на таковые первого типа, но ребра гораздо толще. Паппус желтоватый.

Кольцо склеренхимы отчетливо дифференцировано на наружный слой сравнительно тонкостенных клеток (в ребрах — 1—2 ряда, в межреберных участках — 1 ряд) и небольшие (8—10 клеток в сечении) округлые тяжи с более толстыми стенками, расположенные по одному в «малых» ребрах и по 2 тяжа, разделенных остатками разрушившейся паренхимы, в «больших» ребрах.

г) Семянки четвертого типа (*S. pringlei* (табл. I, *4*), *S. crepidisperma*) узкоцилиндрические, коротко суженные в основании, с 10 слабо выступающими, на верхушке спаянными валиком, сильно неравными ребрами: «большие» ребра широкие, уплощенные, хорошо выраженные в основании, иногда в середине разделяющиеся на 2 ребра, на верхушке с углублением, намечающим разделение ребра надвое: «малые» ребра узкие, исчезающие к основанию. Паппус белый.

Анатомическое строение семянок четвертого типа сходно с таковым семянок третьего типа, но наружный слой склеренхимы (тонкостенные клетки) более широкий, насчитывает 2—3 ряда клеток в ребрах и 1 ряд — между ребрами.

5. *Andryala* pro majore parte

Семянки коричневые с белой или бледно-бурой продольной полосой на каждом ребре, цилиндрические, в нижней трети конусовидно суженные и слегка суженные к верхушке. Поверхность семянки с 10 отчетливо выраженными узкими, почти равными ребрами. Верхушки ребер свободные, (почти) равным образом клювовндно отогнутые. Паппус кремово-белый, из одного ряда перистых, легко опадающих щетинок, окруженных рядом рудиментарных щетинок.

Экзокарпий состоит из тонкостенных тангенциально вытянутых клеток с небольшими выростами (*A. floccosa* (рис. 2, *10*)). Клетки экзокарпия, находящиеся в межреберных участках, более вытянуты и содержат танины, а расположенные на ребрах — более короткие, без танинов.

Мезокарпий состоит только из склерифицированных клеток, образующих сплошное кольцо. Клетки склеренхимы со слабо утолщенными стенками полностью заполняют ребра с проводящим пучком и частично — ребра без проводящих пучков, в которых центральную часть занимает полость неправильной формы. В межреберных участках имеется один ряд клеток, от которых в зрелой семянке остаются только сильно утолщенные и склерифицированные наружные стенки; другие стенки не склерифицируются и в зрелом плоде разрушены. Проводящих пучков 5.

6. *Andryala agardhii* (табл. II, *1*)

От остальных видов рода *Andryala* резко отличается *A. agardhii*, семянки которого крупнее, бледно-коричневые, с 10 более широкими ребрами (некоторые из них раздваиваются), имеющими тот же цвет, что и сама семянка, соединяющимися на верхушке в кольцевой валик (как у рода *Hieracium*), с двурядным паппусом, опадающим группами щетинок.

Клетки экзокарпия без темного вещества, с крупными выростами. Перикарпий на срезе состоит из сплошного кольца склеренхимы, насчитывающего в межреберных участках 2—3 ряда клеток. Проводящих пучков 5.

7. *Arnoseris minima* (табл. II, *2*; рис. 2, *11*)

Семянки 1.6—1.8 мм дл., 0.6—0.7 мм шир., бурые со светлыми ребрами, пирамидальные, в основании конусовидно суженные и слегка суженные к верхушке. Имеется слабо выраженная гетерокарпия: наружные семянки немного дорзовентрально сплюснутые, с 9—10 ребрами (пятимерный план строения), внутренние — радиально симметричные, с 8 ребрами (четырехмерный план строения). Гетерокарпия у данного вида прежде не отмечалась (Bremer, 1994). Ребра отчетливо выражены, сильно неравные, на верхушке соединены высоким тонким валиком. Углубления в основании семянки отсутствуют. Паппус отсутствует.

Клетки экзокарпия антиклинально разделены глубокими бороздками, содержат танины, покрыты толстой кутикулой. Кольцо склеренхимы состоит в ребрах из 3—4 (5) рядов клеток, в межреберных участках — из 1—2 рядов. Стенки клеток склеренхимы очень сильно утолщены, полости клеток заполнены. Число и расположение проводящих пучков неизвестно, возможно, их 5 (4). Эндосперм сложен только одним рядом клеток.

8. *Hispidella hispanica* (табл. II, *3*)

Семянки светло-коричневые, яйцевидно-конические, изогнутые, в верхней части расширенные, постепенно суженные к основанию и резко суженные в верхней части, с 10 слабо неравными ребрами, по форме похожие на семянки *Zacintha verrucosa* Gaertn. (Babcock, 1947). Паппус из немногочисленных белых щетинок, неопадающий.

На поперечном срезе ребра широкие, лепестковидные. Клетки экзокарпия содержат танины. Кольцо склеренхимы насчитывает в ребрах 2—3 ряда клеток, в межреберных участках — 1 ряд. Стенки клеток склеренхимы сильно утолщены, полости клеток заполнены. Проводящих пучков 5.

9. *Tolpis*

Семянки 1.3—2.9 мм дл., 0.45—0.60 мм шир., светло-бурые, цилиндрические, слегка суженные к верхушке и конусовидно суженные к основанию, с 5 темными продольными узкими бороздами, проходящими по всей длине семянки и разграничивающнми 5 широких трехдольных лопастей, у некоторых видов (*T. barbata*) к верхушке разделяющихся на 3 отдельных ребра. Средняя часть каждой лопасти на верхушке заканчивается широким зубчиком. Паппус кремово-белый, однорядный из длинных равных щетинок или из чередующихся коротких и широких длинных (иногда из коротких и единичных длинных) щетинок.

Клетки экзокарпия (*T. staticifolia* (рис. 2, *12*, *13*)) содержат танины. В мезокарпии клетки склеренхимы образуют 5 трехдольных, тангенциально вытянутых тяжей; число которых соответствует числу проводящих пучков. Толщина тяжей — 2—4 ряда клеток. В нижней части семянки тяжи склеренхимы разделены паренхимой; в средней и верхней частях семянки в мезокарпии паренхима отсутствует и экзокарпий плотно облегает тяжи склеренхимы.

10. *Hololeion*

Семянки 4.7—8.7 мм дл., 0.7—0.9 мм шир., светло-бурые, веретеновидные, слаборебристые, с многочисленными нечетко выраженными ребрамн. Паппус желтоватый, двурядный.

Клетки экзокарпия светлоокрашенные. Склеренхима состоит из 35—45 (*H. krameri* (рис. 2, *14*)) или 30—35 (*H. maximowiczii* (рис. 2, *15*, *16*)) в сечении округлых или овальных тяжей неравных размеров. В семянках *H. maximowiczii* тяжи склеренхимы по всей длине разделены паренхимой, клетки которой часто в зрелой семянке разрушаются и образуют полости неправильной формы; у *H. krameri* тяжи обособлены только в нижней части семянки и сливаются в единое неравноутолщенное кольцо в средней и верхней частях. Склеренхима отделена от экзокарпия одним рядом паренхимных клеток. Число тяжей соответствует числу ребер. Проводящих пучков 5.

Скульптура поверхности семянок

Основными признаками первичной скульптуры поверхности семянок являются форма и размер клеток экзокарпия, наличие или отсутствие выростов наружной периклинальной стенки, характер соединения их антиклинальных стенок, а также характер кривизны наружной периклинальной стенки (Barthlott, 1981). У всех изученных родов подтрибы (кроме *Hispidella* и *Andryala*) клетки экзокарпия вытянуты вдоль оси семянки (их длина в 2—5 раз превосходит ширину). Антиклинальные стенки почти у всех видов несколько выступают на поверхности семянки (кроме *Arnoseris minima* н некоторых *Hieracium*). У большинства исследованных видов (за исключением *Hispidella* и *Arnoseris*) клетки экзокарпия на апикальном конце имеют более-менее развитый удлиненно-конический вырост, поднимающийся под острым углом и направленный к верхушке семянки. В пределах семянки длина выростов уменьшается от ее основания к верхушке и от основания ребра к его верхней части. Длина выростов может быть различна в разных группах видов (см. таблицу).

В группе *Hieracium* s. l. выросты клеток, как правило, присутствуют. У большинства видов *Hieracium* они средней длины или короткие. У *H. alpinum*, *H. karelorum*, *H. umbrosum*, *H. porrifolium*, *H. bupleuroides* и *H. pannosum* (табл. III, *1*, *2*) они очень слабо выражены и имеются лишь у некоторых клеток. Длинные выросты обнаружены у *H. laevigatum*, *H. linifolium*, *H. villosum* (табл. III, *3*, *4*), *H. lanatum* и *H. atrocephalum*.

В роде *Pilosella* (*P. officinarum* (табл. III, *5*, *6*)) клетки экзокарпия мельче, чем у видов *Hieracium*, с длинными, реже средней длины выростами. В роде *Stenotheca* выросты варьируют от коротких (*S. mariana* (табл. III, *7*, *8*)) до длинных (*S. pringlei* (табл. III, *9*, *10*)). У видов *Tolpis* (*T. staticifolia* (табл. III, *11*, *12*)) клетки экзокарпия подобны таковым видов *Hieracium* s. l., с короткими или средней длины выростами.

В роде *Hololeion*, как и у *Hieracium coreanum*, клетки экзокарпия удлиненные вдоль оси семянки, с выростами средней длины.

У видов *Andryala* (*A. integrifolia* (табл. III, *13*, *14*)) клетки экзокарпия короткие (их длина почти равна ширине), слегка вытянутые вдоль оси семянки, чаще с небольшим узким клювовидным выростом в верхней трети, направленным под острым углом к поверхности семянки. *A. agardhii* (табл. III, *15*, *16*) отличается от других видов этого рода по строению экзокарпия, клетки которого схожи по форме с таковыми видов *Hieracium* s. l. и имеют длинные выросты.

Клетки экзокарпия у видов рода *Hispidella* мелкие, округлые, с неясными границами между ними (*H. hispanica* (табл. III, *17*, *18*)). В межреберных участках каждая клетка в центре несет крупный грибовидный вырост, направленный перпендикулярно ее поверхности. Эти выросты отсутствуют у клеток, расположенных на ребрах семянок.

Особое строение имеет поверхность семянок в роде *Arnoseris*, у которого клетки экзокарпия продолговатые, разделенные почти по всей высоте антиклинальных стенок узкими бороздками. Выросты клеток отсутствуют (*A. minima* (табл. III, *19*, *20*)).

Вторичная скульптура поверхности семянок образована рельефом кутикулярного покрова. У большинства изученных видов присутствуют более или менее выраженные короткие папиллообразные бугорки кутикулы (микропапиллы), а также имеется небольшая морщинистость кутикулы. Чаще всего микропапиллы расположены по всей поверхности клетки, причем на клетках ребер семянки они расположены более редко, чем на клетках между ребрами. Иногда бугорки кутикулы собраны в группы, неравномерно распределенные по поверхности семянки. У некоторых видов микропапилл очень мало или они совсем отсутствуют.

Полностью отсутствуют бугорки кутикулы у *Hieracium glaucum*, *H. porrifolium*, *H. bupleuroides*, *H. villosum* (табл. III, *4*), *H. pannosum*, *H. karelorum*, *H. alpinum*, *H. eriophorum*, *H. coreanum*, *Hololeion krameri*, *Tolpis* spp., очень редкие — у *Hieracium umbrosum*. У видов *Hieracium silvestre*, *H. amplexicaule*, *H. racemosum*, *H. nobile* (табл. III, *21*), *H. pospichalii* они собраны в скопления на отдельных участках поверхности клетки. Многочисленные микропапиллы имеются на поверхности семянок *Hieracium mikulinkae*, *H. schmidtii*, *H. pictum*, *H. lanatum*, *H. atrocephalum*, *Pilosella* spp. (*P. officinarum* (табл. III, *6*)), *Stenotheca* spp. (*S. pringlei* (табл. III, *10*)), *Andryala* spp. (*A. integrifolia* (табл. III, *14*)), *Hololeion maximowiczii* Kitam. У *Arnoseris minima* (табл. III, *20*) и *Hispidella hispanica* (табл. III, *18*) также наблюдаются выступающие мелкозернистые кутикулярные структуры.

Третичная скульптура поверхности семянок формируется эпикутикулярными структурами, иногда создающими особый микрорельеф, покрывающий кутикулу. Эпикутикулярные наслоения у видов *Hieraciinae* нами выявлены только у *Hispidella hispanica* и *Arnoseris minima*. Выступы наружной периклинальной стенки клеток экзокарпия этих видов неравномерно покрыты неизвестным веществом, напоминающим застывшую слизь.

Прочие признаки скульптуры поверхности клеток экзокарпия семянок изученных видов приведены в таблице.

Обсуждение результатов

Проведенное исследование показало значительное разнообразие как формы, так и анатомического строения семянок родов, относимых (Bremer, 1994) к подтрибе *Hieraciinae*. Признаки анатомического строения соответствуют морфологической дифференциации родов и могут быть использованы для построения системы подтрибы.

Исследованные виды, на наш взгляд, образуют достаточно цельную группу, заслуживающую признания в качестве отдельной подтрибы в пределах трибы *Cichorieae*. Входящие в эту подтрибу роды характеризуются, как правило, цилиндрическими, к основанию конусовидно суженными, семянками со свободными верхушками ребер, не покрытыми площадкой прикрепления паппуса, всегда без носиковидного сужения. Форма верхушки семянки отличает эту подтрибу от наиболее близкой подтрибы *Crepidiinae*, в пределах которой семянки с усеченной верхушкой не встречаются. К сожалению, из-за недостатка данных в настоящее время не представляется возможным дать сравнительную анатомическую характеристику семянок *Crepidiinae*.

Наиболее значимым признаком строения семянок в пределах подтрибы *Hieraciinae* является характеристика ребер. Число и форма ребер семянок ястребинковых разнообразны, но их изменчивость подчинена определенным закономерностям. Изучение структур перикарпия семянки *Hieraciinae* позволило нам предположить следующие пути ее преобразования.

Наиболее примитивным мы считаем строение семянок видов рода *Tolpis*, у которых перикарпий по всей длине семянки расчленен отчетливо выраженными бороздами на 5 широких трехдольных лопастей. В месте прикрепления семянки к цветоложу бороздам соответствуют углубления. Такой перикарпий способен разламываться по бороздам, освобождая семя. Дальнейший путь преобразования структуры перикарпия *Hieraciinae* не отражен в строении семянок ныне живущих видов, но может быть прослежен по конечным результатам отдельных направлений преобразований.

Следующим эволюционным шагом могла быть дифференциация трехдольных лопастей на 3 отдельных ребра, имеющих обособленные или различным образом соединенные тяжи склеренхимы и организованных в триады, объединенные влиянием проводящего пучка перикарпия и разграниченные бороздой. Начальная стадия преобразования структур перикарпия в этом направлении представлена видом *Tolpis barbata*, у которого имеется слабое расчленение лопастей на ребра. Далее, в триадах происходило обособление боковых ребер, не имеющих проводящего пучка, от центрального ребра и слияние 2 боковых ребер соседних триад в новое, синтетическое по происхождению ребро (обозначенное выше как «большое»), более крупное, чем оставшееся прежним центральное ребро триады (обозначенное выше как «малое»). В «большом» ребре, не имеющем проводящего пучка, под склеренхимой расположены остатки разрушенной паренхимной ткани и полости, занимающие бóльшую часть ребра. Следы утраченных при слиянии ребер борозд сохраняются в месте прикрепления семянки к цветоложу в виде углублений, проходящих посередине оснований «больших» ребер изученных видов, кроме *Arnoseris minima* (они особенно выражены на адаксиальной стороне семянки), а также в виде углублений на верхушках «больших» ребер у видов *Hieracium* и некоторых видов *Stenotheca*. У обособленного вида *Andryala agardhii* некоторые из «больших» ребер слабо разделены надвое неглубокой бороздой, проходящей по всей длине ребра. В пользу гипотезы синтетического происхождения «больших» ребер семянки ястребинковых свидетельствуют также и анатомические данные. Так, по бокам уплощенного «большого» ребра *Stenotheca pringlei* проходят 2 тяжа клеток склеренхимы с наиболее утолщенными оболочками, соответствующих склеренхимным тяжам некогда слившихся боковых ребер триады.

Схема строения семянки *Hieracium atrocephalum* и некоторых семянок *H. umbrosum* уклоняется от общего плана бóльшим и непостоянным числом ребер, что объясняется их полимеризацией при увеличении числа проводящих пучков (до 7—9) в перикарпии. Это предположение подтверждается регулярным чередованием «больших» и «малых» ребер в семянке этих видов. Таким образом, наши данные не согласуются с гипотезой В. Я. Николаева (1989) о примитивности вида *H. atrocephalum* и его анцестральном положении в пределах группы *Hieracium* s. l. Основными направлениями эволюции семянки в подтрибе *Hieraciinae*, на наш взгляд, были преобразование ее структур в сторону редукции количества ребер (с 15 у гипотетического предка *Hieracium*) и закрепления их постоянного числа (10), уменьшения количества склеренхимы в ребрах и фиксации 1 ряда клеток склеренхимы в межреберных участках (как у *Andryala*, *Hispidella*, *Pilosella*).

Сплошная склерификация мезокарпия в верхней и средней частях семянки *Hieraciinae*, скорее всего, является вторичной, что можно предположить по наличию паренхимных клеток, разделяющих лопасти, в основании семянки видов *Tolpis*, а также по неравномерной склерификации мезокарпия у *Stenotheca pringlei*.

Для описания семянок видов подтрибы *Hieraciinae* и некоторых других групп трибы *Cichorieae* мы считаем целесообразным (Sennikov, Illarionova, 1999) использование термина «лопасть» для обозначения метамера радиальной симметрии строения семянки, в котором центральное положение занимает главный проводящий пучок перикарпия. По-видимому, первично лопасти были разграничены морфологически выраженными бороздами, проходящими по всей длине семянки, как у видов *Tolpis* или *Sonchus* (Sennikov, Illarionova, 1999). В результате вторичных слияний или редукции ребер морфологически выраженные борозды могли быть утрачены, сохраняясь только в виде углублений в месте прикрепления семянки к цветоложу, как у видов *Hieracium* s. l. и *Lactuca* s. l. В этом случае выделение лопастей и изучение их строения также имеет очень большое значение для выявления родственных связей между видами и построения гипотез об эволюции таксонов, поскольку лопасти являются основными структурно-морфологическими единицами строения перикарпия. Их строение является специфичным для определенного таксона и не зависит от случайных изменений в онтогенезе семянки, касающихся главным образом ее очертаний.

Некоторые роды подтрибы *Hieraciinae* (*Tolpis*, *Andryala*, *Arnoseris* и *Hispidella*) легко могут быть различены по карпологическим признакам. Более крупные и полиморфные роды *Hieracium*, *Pilosella* и *Stenotheca* сложнее поддаются разграничению, что согласуется со стремлением некоторых систематиков к объединению этих таксонов в один род с 3 подродами: *Hieracium*, *Pilosella* Tausch и *Chionoracium* Sch. Bip. (=*Stenotheca* (Monn.) Zahn) (Zahn, 1921—1923; Николаев, 1989). Тем не менее данные сравнительной морфологии и анатомии семянок и в этом случае позволяют сделать определенные выводы. Мономорфный карпологически род *Pilosella* характеризуется своеобразной формой ребер семянки и малым количеством склеренхимы в перикарпии. Очень полиморфный карпологически род *Stenotheca* по строению цветков и семянок может быть сближен с *Pilosella*, но является значительно менее специализированным. Некоторые виды *Stenotheca* (*S. crepidisperma*, *S. mandonii*, *S. pringlei*) обладают весьма примитивным признаком, не отмеченным в других родах группы *Hieracium* s. l., — наличием 2 обособленных тяжей склеренхимных клеток с сильно утолщенными стенками в «больших» ребрах семянки, являющихся «рудиментом» слияния 2 ребер. Тем самым карпологические данные свидетельствуют об относительной примитивности рода *Stenotheca*, но наличие некоторых эволюционно продвинутых признаков морфологии растения (короткие венчики цветков) и семянок (обычно небольшие размеры, тонкий перикарпий, у многих видов хорошо выраженные ребра) не позволяет ставить этот род непосредственно в основу ветви *Hieracium* s. l., как это представляли ранее (Zahn, 1921—1923; Юксип, 1960; Николаев, 1989). Из этих 3 родов наиболее продвинутым, по нашему мнению, является род *Pilosella*; род *Hieracium*, также обладающий рядом примитивных признаков семянки (обычно большие размеры и толстый перикарпий, менее отчетливо выраженные ребра), находится на одном эволюционном уровне с родом *Stenotheca*. Как по морфологическим, так и по анатомическим признакам наибольшее сходство в группе *Hieracium* s. l. проявляют роды *Pilosella* и *Stenotheca*, что отразилось в попытке перенесения многих видов *Stenotheca* в род *Pilosella* (Schultz-Bipontinus, Schultz, 1862).

Распределение признаков скульптуры поверхности семянок (наличие и длина выростов клеток, наличие и количество микропапилл) согласуется с существующим подразделением родов группы *Hieracium* s. l. на секции. Значительная обособленность рода *Hispidella* может быть подтверждена строением экзокарпия, клетки которого снабжены грибовидным выростом, расположенным в центре клетки. Короткие клетки экзокарпия отличают роды *Hispidella* и *Andryala*. По некоторым признакам (удлиненные клетки, форма их выростов) *Andryala agardhii* резко отличается от остальных видов рода *Andryala* и ближе всего стоит к видам рода *Hieracium*. Роды *Andryala* (исключая *A. agardhii*), *Pilosella* и *Stenotheca* весьма однородны по признакам скульптуры поверхности семянки.

Особое положение в подтрибе *Hieraciinae* занимает род *Arnoseris*, семянки которого хорошо отличаются от семянок других родов оригинальной формой верхушки и строением экзокарпия (клетки без выростов, разделенные почти по всей высоте антиклинальных стенок узкими бороздками), а также однослойным эндоспермом. Положение этого рода в системе остается неопределенным. Морфологические признаки стебля и листьев, габитус растения и строение обертки позволяют нам предположить наиболее близкое родство *Arnoseris minima* с группой родов *Hyoseris* L., к которой он и был отнесен при первоописании (Linnaeus, 1753). Для более обоснованных выводов требуется карпологическое изучение трибы *Hyoseridinae* Less. Отметим, что предположительное родство *Arnoseris* и *Hyoseris* было показано при изучении ДНК хлоропластов видов трибы *Cichorieae* (Whitton et al., 1995).

В весьма мономорфном роде *Andryala* резко выделяется произрастающий в горах Испании вид *A. agardhii*, отличающийся от других видов этого рода формой семянки, строением перикарпия и признаками скульптуры поверхности семянки, а также моделью побегообразования (каудексообразующий короткокорневищный розеточный многолетник). На основании указанных различий мы считаем, что этот вид заслуживает отнесения к особому роду *Pietrosia* Nyárády ex Sennik. (*Pietrosia agardhii* (Haensel. ex DC.) Sennik.), занимающему промежуточное положение между родами *Andryala* и *Hieracium* и содержавшему ранее только западнокарпатский вид *Pietrosia laevitomentosa* Nyárády ex Sennik. (=*Andryala levitomentosa* Nyárády ex P. D. Sell, nom. invalid., *Hieracium levitomentosum* Nyárády ex Soó, nom. invalid.) (Sennikov, 1999).

Наибольшие отличия от всех изученных видов в строении семянок, полностью соответствующем таковому *Crepis biennis* (Pandey et al., 1978), показывают виды рода *Hololeion* и *Hieracium coreanum*. На основании сходства морфологических и анатомических структур семянки мы считаем возможным отнесение этих видов к роду *Crepis*.

Таким образом, мы насчитываем в подтрибе *Hieraciinae* 7 родов: *Andryala*, *Hieracium*, *Hispidella*, *Pietrosia*, *Pilosella*, *Stenotheca*, *Tolpis*.

Новые номенклатурные комбинации

В результате данного исследования была выявлена целесообразность изменения систематического положения некоторых изученных видов.

Crepis coreana (Nakai) Sennik. comb. nov. — *Hieracium coreanum* Nakai, 1915, Bot. Mag. (Tokyo), 29, 337 : 9.

Crepis sect. Hololeion (Kitam.) Sennik. comb. nov. — Hololeion Kitam. 1951, Acta Phytotax. Geobot. (Kyoto), 10 : 301.

Typus: *Hieracium hololeion* Maxim. (=*Crepis hololeion* (Maxim.) Sennik.).

Species: *C. hololeion* (Maxim.) Sennik., *C. krameri* (Franch. et Sav.) Sennik.

Crepis hololeion (Maxim.) Sennik. comb. nov. — *Hieracium hololeion* Maxim. 1859, Mém. Prés. Acad. Sci. Pétersb. Div. Sav. 9 : 182. — *Hololeion maximowiczii* Kitam. 1951, Acta Phytotax. Geobot. (Kyoto), 10 : 303.

Crepis krameri (Franch. et Sav.) Sennik. comb. nov. — *Hieracium krameri* Franch. et Sav. 1879, Enum. Pl. Jap. 2 : 418. — *Hololeion krameri* (Franch. et Sav.) Kitam. 1951, Acta Phytotax. Geobot. (Kyoto), 10 : 302.

Stenotheca crepidisperma (Fries) Sennik. comb. nov. — *Hieracium crepidispermum* Fries, 1862, Uppsala Univ. Årsskr. 1862 : 146.

Stenotheca gronovii (L.) Sennik. comb. nov. — *Hieracium gronovii* L. 1753, Sp. Pl. : 802.

Stenotheca mandonii (Sch. Bip.) Sennik. comb. nov. — *Pilosella mandonii* Sch. Bip. 1864—1865, Linnaea, 33 : 760.

Stenotheca paniculata (L.) Sennik. comb. nov. — *Hieracium paniculatum* L. 1753, Sp. Pl. : 802.

Stenotheca pringlei (A. Gray) Sennik. comb. nov. — *Hieracium pringlei* A. Gray, 1883, Proc. Amer. Acad. Arts. Sci. 19 : 69.

Благодарности

Авторы благодарны Г. Ю. Конечной за советы при выполнении работы, Т. А. Федотовой за критический просмотр рукописи при подготовке ее к печати, а также всем рецензентам, сделавшим конструктивные замечания и предложения.

Работа проведена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 97-04-49656, 00-15-97818).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александров В. Г., Савченко М. И. Об особенностях истории развития плода и семени в семействе сложноцветных // Тр. БИН АН СССР. 1951. Сер. VII. Вып. 2. С. 5—98.

Баркалов В. Ю. Роды Ястребинка — *Hieracium* L., Гладковник — *Hololeion* Kitam., Ястребиночка — *Pilosella* Hill, Узкоячейник — *Stenotheca* Monn. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1992. Т. 6. С. 321—326.

Беляева Т. М., Бойко Э. В. Морфолого-анатомическое строение семянок дальневосточных *Lactuca* s. l. (*Asteraceae*) в связи с их систематикой // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 3. С. 409—413.

Мурадян Л. Г. Анатомическое строение семянок некоторых представителей подтрибы *Chrysantheminae* (*Asteraceae*) // Биол. журн. Армении. 1967. Т. 20. № 10. С. 82—91.

Мурадян Л. Г. Анатомия плода представителей родов *Cancrinia*, *Dendranthema*, *Spathipappus*, *Trichanthemis* в связи с их систематикой // Биол. журн. Армении. 1968. Т. 21. № 10. С. 63—67.

Мурадян Л. Г. Сравнительная анатомия семянок представителей подтрибы *Chrysantheminae* семейства *Asteraceae* в связи с их систематикой и филогенией: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ереван, 1970. 19 с.

Николаев В. Я. Род Ястребинка (*Hieracium* L.) на Кавказе: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1989. 13 с.

Шляков Р. Н. Роды *Hieracium* L. — Ястребинка, *Stenotheca* Monn. — Стенотека, *Pilosella* Hill — Ястребиночка // Арктическая флора СССР. 1987. Т. 10. С. 327—389.

Шляков Р. Н. Ястребинка — *Hieracium* L., Ястребиночка — *Pilosella* Hill // Флора европейской части СССР. Л., 1989. Т. 8. С. 140—379.

Юксип А. Я. Ястребинка — *Hieracium* L. // Флора СССР. М.; Л., 1960. Т. 30. С. 1—698.

Babcock E. B. The genus *Crepis*. Part two: systematic treatment // Univ. California publ. bot. 1947. Vol. 22. P. X + 119—1030, pl. 2—36.

Barthlott W. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects // Nord. Journ. Bot. 1981. Vol. 1. N 3. P. 345—355.

Barthlott W. Microstructural features of seed surfaces // Syst. Assoc. 1984. Spec. Vol. 25. P. 95—105.

Borthwick H. A., Robbins W. W. Lettuce seed and its germination // Hilgardia. 1928. Vol. 3. N 11. P. 275—290.

Bremer K. Asteraceae: cladistics and classification. Porthland, 1994. VI + 752 p.

Cuthbertson E. G. Seed development in *Chondrilla juncea* L. // Austr. Journ. Bot. 1974. Vol. 22. N 1. P. 13—18.

Jeffrey Ch. Notes on *Compositae*: I. The *Cichorieae* in East Tropical Africa // Kew Bull. 1966. Vol. 18. N 3. P. 427—486.

Lavialle P. Recherches sur le developpement de l'ovaire en fruit chez les *Composées* // Ann. Sci. Nat. Bot. 1912. Vol. 15. P. 39—152.

Linnaeus K. Species plantarum... Holmiae, 1753. 1200 p.

Pak J.-H. Taxonomic implications of fruit wall anatomy and karyology of *Crepis* sect. *Ixeridopsis* (*Compositae*; *Lactuceae*) // Kor. Journ. Pl. Tax. 1993. Vol. 23. N 1. P. 11—20.

Pak J.-H., Kawano S. Biosystematic studies on the genus *Ixeris* (*Compositae—Lactuceae*). I. Fruit wall anatomy and its taxonomic implications // Acta Phytotax. Geobot. 1990a. Vol. 41. N 1—3. P. 43—60.

Pak J.-H., Kawano S. Biosystematic studies on the genus *Ixeris* and its allied genera (*Compositae — Lactuceae*). III. Fruit wall anatomy and karyology of *Crepidiastrum* and *Paraixeris*, and their taxonomic implications // Acta Phytotax. Geobot. 1990b. Vol. 41. N 3—6. P. 109—128.

Pandey A. K., Singh R. P., Suman Chopra. Development and structure of seeds and fruits in *Compositae — Cichorieae*) // Phytomorphology. 1978. Vol. 28. N 2. P. 198—206.

Schultz-Bipontinus C. H., Schultz F. W. Pilosella als eigene Gattung aufgestellt // Flora. 1862. Bd. 45, N 27, 28. S. 417—441.

Sell P. D., West C. Notes on the British flora // Watsonia. 1967. Vol. 6. N 5. P. 292—318.

Sennikov A. N. Pietrosia Nyárády — the restored genus of the subtribe *Hieraciinae* (*Asteraceae*) // Komarovia. 1999. Vol. 1. P. 77—78.

Sennikov A. N., Illarionova I. D. Reclassification of *Prenanthes pendula* (*Asteraceae, Cichorieae*) // Comp. Newsl. 1999. Vol. 34. P. 47—55.

Soják J. Přehled československých druhů rodu *Pilosella* Hill // Preslia. 1971. Vol. 43. N 2. P. 183—186.

Stebbins G. L. A new classification of the tribe *Cichorieae*, family *Compositae* // Madroño. 1959. Vol. 12. N 2. P. 33—64.

Whitton J., Wallace R. S., Jansen R. K. Phylogenetic relationships and patterns of character change in the tribe *Lactuceae* (*Asteraceae*) based on chloroplast DNA restriction site variation // Canad. Journ. Bot. 1995. Vol. 73. P. 1058—1073.

Zahn C. H. Compositae — Hieracium // A. Engler. Das Pflanzenreich. Leipzig, 1921—1923. H. 75—77, 79, 82. S. 1—1705.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
e-mail: sennikov@herb.bin.ras.spb.ru

Получено 8 XII 1998

SUMMARY

The morphology, anatomy and surface ultrastructure of achenes in 66 species representing all the genera of the subtribe *Hieraciinae* (*Asteraceae—Lactuceae*) are studied. Ten types of achene structure are observed. A cylindrical achene with a truncate apex and 5 vascular bundles is characteristic of the subtribe *Hieraciinae*. A hypothesis of the evolutionary transformation of the achene in this group is proposed. It is postulated that the 5-lobate achene of *Tolpis* is the most primitive type in the subtribe, each lobe of which might later give rise to 3 ribs. Further, neighbouring ribs lacking vascular bundle may have merged into one compound rib, so that the achene would have 10 ribs unequal in size and structure (*Hieracium* s. l.). Archaic characters transitional to the 10-ribbed type are found in the genus *Stenotheca*. Some evidence in favour of the recognition of the genera *Pilosella* and *Stenotheca* is provided. The genus *Hololeion* and the species *Hieracium coreanum* should be transferred to *Crepis* of the subtribe *Crepidiinae*. The genus *Pietrosa* Nyárády ex Sennik. is recognised as distinct from *Hieracium* s. str. The genus *Arnoseris* is excluded from the subtribe and as before is attributed to the *Hyoseris* group. Carpological descriptions of the genera under review are given.

УДК 581.15 : 582.579.2 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 3

© М. В. Илюшко, Ю. Ф. Картавцев, Ю. Н. Журавлев

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ *IRIS SETOSA* (*IRIDACEAE*) НА РОССИЙСКОМ ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ

M. V. ILYUSHKO, Y. PH. KARTAVTSEV, Y. N. ZHURAVLEV. VARIABILITY OF MORPHOLOGICAL CHARACTERS OF *IRIS SETOSA* (*IRIDACEAE*) IN THE RUSSIAN FAR EAST

Изучена изменчивость 32 морфологических признаков в 15 выборках *Iris setosa* из Приморского края и с Курильских о-вов. Установлено влияние погодных условий года исследования на изменчивость признаков. Выявлено, что первые цветки на генеративных побегах крупнее последующих. С помощью канонического, дискриминантного и факторного анализов показана непрерывная изменчивость морфологических признаков *I. setosa*, что по-видимому, связано с градиентом климатических условий места произрастания на территории от северных Курильских о-вов до южных Курильских о-вов и Приморского края. Основными дискриминирующими признаками являются вегетативные признаки (высота и ветвистость генеративного побега, число цветков и бутонов на побеге) и признаки цветка (длина трубки околоцветника, длина тычиночной нити).

Ключевые слова: *Iris setosa*, морфологическая изменчивость, Курильские о-ва, корреляционные плеяды, канонический анализ.

Iris setosa Pall. ex Link. — многолетнее корневищное травянистое растение, способное как к семенному, так и вегетативному размножению. Это один из самых широкоареальных видов в роде *Iris* L. (Mathew, 1981), распространенный в Азии, Северной Америке и на прилегающих островных дугах Тихого океана (Родионенко, 1961; Егорова, 1977; Павлова, 1987). Он встречается на сырых и умеренно сырых лугах, берегах озер, рек, на выгонах, в березовых, сосновых, лиственничных лесах, на морских террасах, демонстрируя высокий уровень экологической пластичности (Павлова, 1987).

Таксономически *I. setosa* достаточно отграничен от других видов рода. Одна широкая экологическая амплитуда вида имеет следствием высокую степень его гетерогенности, которая неоднократно приводила как к описанию криптических внутривидовых таксонов, так и к выделению из состава *I. setosa* новых видов. В частности, E. Hultén (1927) при обсуждении гербарных образцов *I. arctica* Eastwood пришел к заключению, что они принадлежат к *I. setosa* Pall. Тогда же В. Л. Комаров (1927) описал 2 формы: *I. setosa* f. *serotina* Kom. и *I. setosa* f. *alpina* Kom. В описаниях сахалинской флоры S. Sugawara (1937, 1939) выделил белоцветковую разновидность *I. setosa* var. *albiflora* Sugawara, которая в более поздних работах других исследователей сем. *Iridaceae* не рассматривалась. H. Hara и S. Kurosawa (1963) сообщил о больших различиях в числах хромосом у *I. setosa* Pall. (2n = 38) и о наличии японских эндемичных разновидностей *I. setosa* var. *hondoensis* Honda (2n = 54) и *I. setosa* var. *nasuensis* Hara (2n = 54). Hultén (1968) описал *I. setosa* var. *platyrhyncha* Hult. и *I. setosa* subsp. *interior* (Anders.) Hult. Во флоре Канады выделяют 2 формы *I. setosa* var. *canadensis* Foster (Scoggan, 1978), а именно белоцветковую f. *pallidiflora* Fern. и с бело-желтыми поперечными ободками листьев f. *zonalis* Eames. С. К. Черепанов (1981) выделил в самостоятельный вид *I. interior* (E. Anders.) Czer.

В наиболее полном на сегодняшний день обзоре внутривидовой структуры *I. setosa* (Mathew, 1981) приведены 7 внутривидовых таксонов: *I. setosa* subsp. *canadensis* (M. Foster) Hult. (=*I. hookeri*), *I. setosa* subsp. *hondoensis* Honda, *I. setosa* var. *nasuensis* Hara, *I. setosa* f. *alpina* Kom., *I. setosa* var. *arctica* (Eastwood) Hult. (=*I. arctica*), *I. setosa* subsp. *interior* (Anders.) Hult., *I. setosa* f. *platyrhyncha* Hult., *I. setosa* f. *serotina* Kom. Предложенная схема, по мнению B. Mathew, не исчерпывает особенностей структуры вида, и для подтверждения таксономического статуса большинства выделяемых групп требуются дополнительные исследования.

Наименее спорна сегодня ситуация с японскими эндемичными разновидностями *I. setosa* var. *hondoensis* Honda и *I. setosa* var. *nasuensis* Hara, обособленность которых доказана цитологическими, морфологическими и биохимическими методами (Hara, Kurosawa, 1963; Hayashi et al., 1989; Serizawa, Kondo, 1992). Однако в отличие от японских ботаников Mathew (1981) признает *I. setosa* var. *hondoensis* Honda в ранге подвида. Остается неопределенным таксономический статус *I. setosa* subsp. *interior* (Anders.) Hult. и *I. setosa* f. *platyrhyncha* Hult.

Из рассмотренных Mathew (1981) таксонов на территории России в Сибири и на Чукотке описан *I. setosa* subsp. *interior*, характеризующийся пергаментными листочками обертки, их интенсивно-фиолетовой окраской и килем по складке. Острие внутренней доли околоцветника по длине равно основанию расширенной ее части. Прикорневые листья прямые и узкие, до 8 мм шир. (Доронькин, 1987); растения отличаются меньшими размерами по сравнению с типичной формой (Павлова, 1987). У типичной формы *I. setosa* внутренние доли околоцветников до 2 см дл. и длина острия превышает длину основания, а листья более 10 мм шир. По мнению Н. С. Павловой (1987), размер растений, ширина листьев и цианистая окраска оберток зависят от условий произрастания. Комаров (1927) в описании флоры Камчатки привел 2 формы этого вида: *I. setosa* f. *serotina* цветет осенью, и цветки появляются прямо среди пучка прикорневых листьев; *I. setosa* f. *alpina* растет на альпийских лугах и напоминает некоторые степные ирисы с одним крупным цветком на низком стебле.

Для *I. setosa* из разных мест произрастания на российском Дальнем Востоке сообщаются разные числа хромосом, варьирующие в пределах 2n = 32—38 (Числа..., 1990).

Таким образом, для российской части ареала тоже характерна существенная внутривидовая изменчивость, а спорные таксономические вопросы свидетельствуют о необходимости детального исследования популяций *I. setosa*. Современные методы анализа данных позволяют уточнить характеристики внутри- и межпопуляционной изменчивости тех признаков, которые использовались ранее, а также выявить комплексные изменения, наблюдающиеся в ареале.

На первом этапе исследований ставили задачу анализа внутри- и межпопуляционной изменчивости морфологических признаков *I. setosa* в выборках из различных районов Дальнего Востока России и проведение классификации особей на основе многомерных статистических подходов — канонического и дискриминантного анализов.

Материал и методика

Анализировали 15 выборок *I. setosa* из естественных местообитаний (табл. 1, рис. 1) на Курильских о-вах (северные острова — ***1***, средние — ***2—7***, южные — ***8—10***) и в Приморском крае (***12—15***).

Измерения морфологических признаков проводили в 1995—1998 гг. Объем выборки составлял от 10 до 52 растений (табл. 1). Всего проанализировано 387 генеративных побегов. Для каждого генеративного побега оценивали следующие количественные признаки: 1 — длина генеративного побега (LS), 2 — число ветвей побега (BN), 3 — число цветков и бутонов на генеративном побеге (NFS), 4 — длина второго сверху листа (LL), 5 — ширина второго сверху листа (LW), 6 — длина наружной обертки главного побега (BOL), 7 — ширина наружной обертки главного побега (BOW), 8 — длина внутренней обертки главного побега (BIL), 9 — ширина внутренней обертки главного побега (BIW), 10 — длина цветоножки первого цветка (LP), 11 — длина трубки околоцветника (TL); наружная доля околоцветника: 12 — длина (FL), 13 — длина пластинки (PlL), 14 — ширина пластинки (PlW), 15 — длина ноготка (LCF), 16 — ширина ноготка (WCF); внутренняя доля околоцветника: 17 — длина (SL), 18 — длина пластинки (SPL), 19 — ширина пластинки (SPW), 20 — длина ноготка (SCL), 21 — ширина ноготка (SCW); андроцей: 22 — длина пыльника (PL), 23 — длина тычиночной нити (SFL), 24 — ширина тычиночной нити (SFW);

ТАБЛИЦА 1

Характеристика выборок *Iris setosa* из различных районов российского Дальнего Востока

Выборка	Место сбора	Число генеративных побегов	Год изучения
1	О-в Парамушир, бухта Утесная, в долине на лугу, в 100—150 м от берега моря	14	1996
2	О-в Расшуа, луг вокруг озер Белое и Тихое	52	1995
3	О-в Кетой, около р. Сточная на плато на лугу	17	1995
4	О-в Симушир, бухта Малая, склон на плато вдоль ручья, в 50—100 м от берега моря	25	1995
5	О-в Чирпой, бухта Песчаная, на пологом склоне в ложбине	16	1995
6	О-в Уруп, бухта Новокурильская, в долине, отгороженной от моря сопкой, вдоль реки	43	1995
7	О-в Уруп, мыс Ван-дер-Линд, на плато на сыром лугу	26	1995
8	О-в Итуруп, мыс Евгения, крутой травянистый склон, обращенный к морю	48	1998
9	О-в Кунашир, в 500 м западнее оз. Длинное, на лугу	15	1998
10	О-в Кунашир, болотистое побережье оз. Длинное (в 1500 м от места сбора предыдущей выборки)	10	1998
11	О-в Кунашир, пос. Южно-Курильский, правый берег р. Серебрянки, сырой луг	21	1998
12	Приморский край, левобережье р. Шкотовка, влажный низменный участок	37	1996
13	Приморский край, бухта Шамора, вдоль ручья у побережья моря	19	1995
14	Там же	27	1996
15	» »	17	1997

гинецей: 25 — длина столбика пестика (S1L), 26 — длина лопасти столбика (LSL), 27 — ширина лопасти столбика (LSW), 28 — ширина «шейки» между лопастью столбика и гребнями (NcW), 29 — длина гребня (CL), 30 — ширина гребня (CW), 31 — длина рыльца (SgL), 32 — ширина рыльца (SgW). Для SFW и SPW измерения проводились с точностью до 0.5 мм, для остальных признаков — с точностью до 1 мм. Признак SPW измерен только для выборок *1*, *8—12*, *14*, *15*. Признаки SPL и SCL измерены только для выборок *8—11*. В выборке *11* признак NcW не измерялся.

Для измерений использовали первый полностью раскрывшийся цветок на генеративном побеге в выборках *2—7*. В остальных выборках использовали любой из цветков, раскрывшихся к моменту измерений, что учитывалось при математической обработке данных.

Статистический анализ признаков проводили с использованием методов дисперсионного, канонического и дискриминантного, а также факторного анализов. Статистическая обработка выполнена с применением пакета программ STATISTICA. Стандартизацию проводили по общепринятому алгоритму $(x_i - \bar{x})/Sx$ с целью приведения всех признаков к виду с $\bar{x} = 0$, $Sx = 1$. Для оценки нормальности вариационных распределений по отдельным признакам рассчитывали коэффициенты эксцесса и асимметрии.

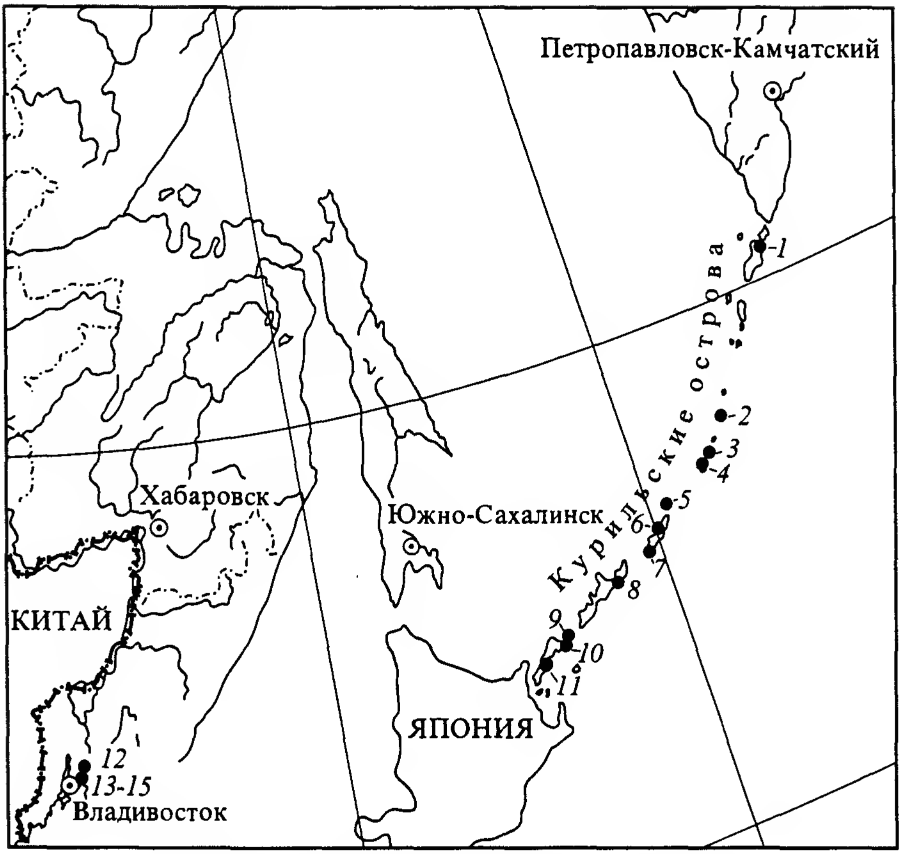


Рис. 1. Карта-схема исследованиой части ареала *Iris setosa*.
1—15 — места сбора растений. Обозначения выборок см. в табл. 1.

Результаты

Средние значения ($\bar{x}$) изученных признаков представлены в табл. 2.

На основе данных табл. 2 проведем оценку информативности 6 признаков, используемых в диагнозах внутривидовых таксонов *I. setosa* в предшествующих работах (Комаров, 1927; Mathew, 1981; Доронькин, 1987; Hayashi et al., 1989). Средние арифметические этих признаков по выборкам изменяются в следующих пределах: LS — 31.71—59.72 см, NFS — 3.00—8.11, LW — 1.76—2.38, SL — 0.69—1.20, SPL — 0.44—0.68, SCL — 0.30—0.44 см. Коэффициенты вариации для этих же признаков равны 17.1, 24.1, 15.5, 24.3, 34.3 и 19.3 % соответственно (табл. 2). 3 из 6 обсуждаемых признаков не относятся к стабильным ($C_V > 20$ %) на исследованной части ареала, признаки LS, LW и SCL можно отнести к слабоварьирующим. Длина расширенной части внутренней доли околоцветника (SCL) — признак более стабильный, $C_V = 19.3$ %, чем длина узкой части внутренней доли околоцветника (SPL), где $C_V = 34.3$ %. Таким образом, варьирование длины внутренней доли околоцветника ($C_V = 24.3$ %) в большей степени происходит за счет острия — эволюционно редуцированной пластинки.

При анализе вариационных рядов морфометрических признаков обнаружено, что из 32 признаков 23 имеют отклонения от нормального распределения. Однако распределения значений большинства из этих 23 признаков в отдельно взятых выборках хорошо нормализуются удалением вариант, выходящих за значения

ТАБЛИЦА 2

Средние значения признаков, исследованных в выборках *Iris setosa*

Выборка	LS	BN	NFS	LL	LW	BOL	BOW	BIL	BIW	LP	TL	FL	PIL	PIW	LCF	WCF
1	38.08	1.08	3.14	21.43	1.80	4.59	2.06	5.00	1.76	2.99	1.17	5.99	3.84	3.86	2.08	1.25
2	31.71	1.58	3.69	19.26	1.86	4.93	2.04	4.68	1.71	2.88	0.91	5.44	3.52	3.41	1.92	1.30
3	34.27	2.22	3.00	21.48	1.83	5.01	1.71	4.80	1.42	2.85	1.04	5.96	3.92	4.11	2.04	1.32
4	41.44	2.60	5.17	19.58	1.76	4.34	1.38	4.99	1.32	2.80	1.11	5.86	3.88	3.99	1.97	1.37
5	52.58	2.50	4.63	23.78	1.98	5.17	1.80	4.57	1.43	2.58	0.85	5.44	3.65	3.49	1.75	1.25
6	59.72	3.14	6.54	15.30	1.76	4.22	1.33	5.87	1.32	2.87	0.96	5.30	3.18	3.22	2.11	1.26
7	44.36	2.54	5.44	21.15	1.99	4.55	1.58	5.06	1.53	2.90	0.99	5.91	3.82	3.96	2.10	1.41
8	45.91	1.38	4.65	17.76	2.01	4.69	1.88	5.25	1.72	2.78	1.12	6.20	4.03	4.04	2.17	1.46
9	47.23	1.53	5.13	27.38	2.38	5.77	2.45	5.49	1.88	2.67	1.13	6.03	3.97	3.90	2.13	1.36
10	42.60	1.80	6.00	35.27	2.14	5.33	2.10	5.00	1.48	3.08	1.04	5.70	3.84	4.26	1.86	1.24
11	54.05	1.60	5.60	29.51	1.77	4.25	1.45	4.76	1.47	3.25	1.19	5.98	3.94	4.01	2.05	1.31
12	44.12	1.62	6.22	20.80	1.86	4.01	2.01	4.59	2.02	2.72	1.32	6.32	4.07	4.22	2.23	1.31
13	45.95	3.00	8.11	23.57	1.97	4.89	2.15	4.73	2.09	2.07	1.11	6.26	3.76	4.00	2.33	1.25
14	50.23	1.81	5.82	21.23	2.06	5.64	2.24	5.00	2.12	2.83	1.31	6.44	4.14	4.11	2.23	1.31
15	50.68	1.77	5.88	21.48	2.06	5.20	2.13	4.88	2.10	2.77	1.35	6.32	3.89	4.20	2.44	1.38
$\bar{x}_{ср}$	45.39	2.01	5.25	20.73	1.92	4.76	1.85	4.90	1.68	2.80	1.10	5.90	3.80	3.86	2.10	1.33
$C_{V_{ср}}$, %	17.1	30.6	24.1	24.7	15.5	24.5	25.4	13.1	20.6	20.9	11.9	9.9	13.4	11.5	11.7	10.8
$C_{V(\bar{x})}$, %	16.4	30.6	25.3	21.9	8.7	11.0	18.0	7.0	17.2	9.3	13.4	5.9	6.3	7.9	8.6	5.0

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Выборка	SL	SPL	SPW	SCL	SCW	PL	SFL	SFW	SIL	LSL	LSW	NcW	CL	CW	SgL	SgW
1	1.09	—	0.23	—	0.59	1.11	1.21	0.24	0.90	3.82	0.86	0.77	1.14	0.65	0.25	0.47
2	0.91	—	—	—	0.55	1.00	1.07	0.25	0.68	3.34	0.99	0.71	1.01	0.58	0.19	0.43
3	0.87	—	—	—	0.58	1.08	1.08	0.24	0.70	3.83	1.00	0.85	1.07	0.64	0.20	0.49
4	0.88	—	—	—	0.58	1.11	1.13	0.24	0.70	3.77	0.94	0.75	1.15	0.66	0.25	0.54
5	0.69	—	—	—	0.60	1.03	1.18	0.25	0.61	3.55	1.05	0.89	1.03	0.75	0.23	0.61
6	0.76	—	—	—	0.55	1.19	1.23	0.23	0.75	3.70	0.96	0.82	1.07	0.61	0.21	0.41
7	0.84	—	—	—	0.61	1.13	1.17	0.25	0.80	3.66	1.03	0.88	1.13	0.68	0.25	0.47
8	1.02	0.66	0.15	0.36	0.64	1.17	1.30	0.26	0.76	4.01	1.13	0.96	1.25	0.73	0.26	0.50
9	0.83	0.48	0.13	0.35	0.63	1.01	1.19	0.24	0.69	3.89	1.14	0.79	1.21	0.66	0.27	0.51
10	0.73	0.44	0.15	0.30	0.54	1.18	1.20	0.23	0.74	3.85	1.15	0.80	1.15	0.64	0.25	0.45
11	1.12	0.68	0.18	0.44	0.64	1.23	1.24	0.25	0.71	3.91	0.98	—	1.08	0.59	0.26	0.45
12	1.20	—	0.17	—	0.59	1.23	1.45	0.22	0.90	4.11	1.15	1.02	1.26	0.74	0.29	0.63
13	1.20	—	—	—	0.55	1.20	1.33	0.20	0.72	3.82	1.00	0.83	0.98	0.66	0.31	0.61
14	1.10	—	0.17	—	0.59	1.30	1.47	0.23	0.96	4.09	1.17	0.94	1.14	0.68	0.29	0.63
15	0.99	—	0.13	—	0.63	1.26	1.40	0.26	0.89	4.17	1.22	0.98	1.22	0.75	0.23	0.62
$\bar{x}_{ср}$	0.96	0.62	0.16	0.37	0.59	1.15	1.24	0.24	0.77	3.81	1.05	0.87	1.13	0.67	0.25	0.51
$C_{V_{ср}}$, %	24.3	34.3	52.8	19.3	12.1	10.0	11.3	12.1	18.0	8.3	15.0	16.7	16.1	17.8	28.5	23.2
$C_{V(\bar{x})}$, %	17.9	21.1	18.8	16.7	5.1	8.0	10.0	6.7	13.1	5.7	9.8	10.8	7.6	8.2	13.5	15.2

Примечание. Обозначение признаков дано в разделе «Материал и методика»; $\bar{x}_{ср}$ — среднее арифметическое; $C_{V_{ср}}$ — коэффициент вариации, вычисленный как среднее значение коэффициентов вариации признака во всех выборках; $C_{V(\bar{x})}$ — коэффициент вариации, вычисленный по средним значениям признаков.

ТАБЛИЦА 3

Значения параметров распределения некоторых признаков *Iris setosa* в выборке с о-ва Итуруп

Параметр распределения	Признак				
	SW	SgL	SCL	BOL	BOW
Коэффициент асимметрии As	3.49*	1.17*	2.38*	1.71*	1.63*
Коэффициент эксцесса Ex	14.84*	1.99	7.26*	4.64*	4.33*

Примечание: N = 48. Ошибка коэффициента асимметрии SE = 0.34, ошибка коэффициента эксцесса SE = 0.67. * — коэффициенты, превышающие критические значения при p = 0.01. Обозначение признаков дано в разделе «Материалы и методика».

$\bar{x} \pm 3Sx$. Исключение составляют метрические признаки оберток, внутренней доли околоцветника и рыльца. Так, в качестве примера в табл. 3 приведены значения коэффициентов эксцесса и асимметрии некоторых признаков в выборке ***8***, отклоняющиеся от нормального распределения: BOL, BOW, SPW, SCL и SgL. Не нормально распределены признаки SPW и SCL в выборке ***10***, а также признаки оберток: BOL в выборке ***4***; BOW в выборке ***11***; BIL в выборках ***2***, ***4***, ***12***; BIW в выборках ***4***, ***6***, ***14***.

Дисперсионный анализ выявил несомненные различия между выборками по большинству признаков ($0.0000 < p < 0.0146$). Оценки соотношения межвыборочной и внутривыборочной вариант, полученные на основе дисперсионного анализа, позволяют выбрать признаки с преобладанием межгрупповой компоненты. Признаки со значениями $F < 5.0$ исключили из дальнейшего анализа; к ним отнесли BIL, LP, SPW, SFW. Значения F-статистики Фишера для различных признаков представлены для наглядности графически (рис. 2). Таким образом, для дальнейшего многомерного анализа были оставлены только нормально распределенные признаки, демонстрирующие существенные различия между выборками.

При сравнении 2 выборок (1995 и 1996 гг.), сделанных в Приморском крае (бухта Шамора), обнаружено, что средние значения 9 из этих признаков (BN, NFS, TL, PIL, SFL, LSL, LSW, NcW, CL) достоверно различаются. Суммарные различия по критерию Хоттелинга следующие: $T^2 = 246.12$, $F = 7.65$, $df = 19.26$, $p < 0.00000$. Из этого следует, что для сравнения растений одного региона желательно взятие образцов в 1 год.

Так как для измерений во многих выборках использовался любой из раскрывшихся на генеративном побеге цветков, провели сравнение признаков разных цветков в

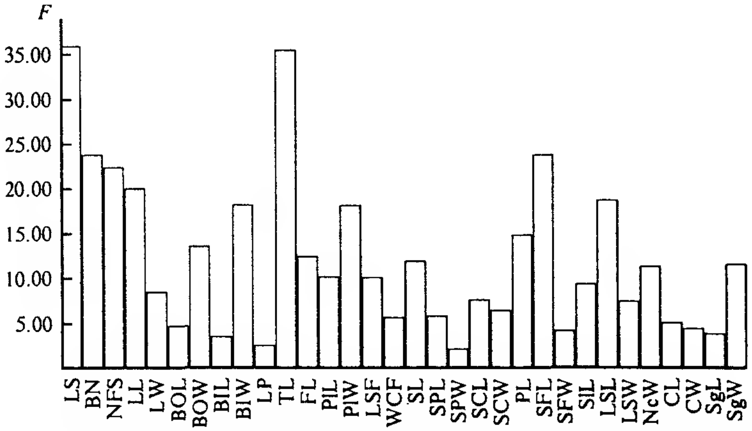


Рис. 2. Значения F-статистики Фишера в дисперсионном анализе признаков 15 выборок *Iris setosa*.
По вертикали — значение F, по горизонтали — признаки. Обозначения признаков см. в разделе «Материал и методика».

ТАБЛИЦА 4

Факторная структура изменчивости признаков при каноническом анализе выборок *Iris setosa*

Признак	Нагрузка признака в канонических переменных		
	КП1	КП2	КП3
LS	0.382	**−0.647**	0.246
BN	**−0.466**	**−0.496**	0.174
NFS	**0.683**	0.034	−0.097
LL	−0.010	0.126	**0.913**
LW	−0.213	0.314	−0.383
TL	**0.501**	0.313	0.077
PlL	−0.214	0.188	0.199
PlW	0.326	0.177	0.304
LCF	−0.074	−0.071	**−0.456**
WCF	−0.365	−0.033	−0.198
SCW	−0.151	−0.089	0.177
PL	0.181	−0.145	0.041
SFL	**0.448**	0.092	−0.163
LSL	0.306	−0.168	0.068
LSW	0.054	0.092	−0.201
CL	−0.134	0.134	−0.255
Доля объяснимой дисперсии, %	44.29	20.32	11.59

Примечание: Полужирным шрифтом выделены наибольшие значения весов, указывающих на вклад данных признаков в ту или иную КП.

выборке *8*. Для сравнения использовали 8 вторых и 17 третьих цветков на главном побеге. В результате оказалось, что цветки, раскрывающиеся раньше, значимо крупнее, чем последующие, по признакам FL ($t = 2.4395$), PlL ($t = 2.1688$) и SL ($t = 2.8258$) при p = 0.05, $df = 23$. Можно предположить, что с увеличением выборки сравниваемых цветков, а также при сравнении других цветков, например первого и третьего, различия в размерах цветков могут быть обнаружены и по другим признакам. Для оценки возможности использования в многомерном анализе разных цветков на генеративном побеге провели двухфакторный дисперсионный анализ этих же признаков у 2 наборов цветков (вторых и третьих на главном побеге) в выборке *8*. Оказалось, что у признака FL значение $F = 5.95$ (p = 0.02) и у признака SL значение $F = 7.99$ (p = 0.01). Таким образом, эти 2 признака были исключены из дальнейшего анализа. У других признаков дисперсия межвыборочная превышала дисперсию между разными цветками на генеративном побеге, что позволило провести многомерный анализ выборок с участием всех цветков.

Основной анализ сделали по 16 признакам. Для всех выборок провели канонический анализ для вычленения факторной структуры изменчивости признаков и дискриминантный анализ выборок, который позволяет определить значимость различных признаков в дифференциации и сам факт различия групп.

Оказалось, что 64.61 % межпопуляционной изменчивости может быть представлена на плоскости с использованием канонических переменных (КП) — КП1 и КП2, а при использовании КП3, т. е. в трехмерном пространстве, можно представить 76.20 % всей межпопуляционной изменчивости. Самый высокий вклад в КП1 (табл. 4) вносит изменчивость признаков BN ($r = 0.466$), NFS ($r = 0.683$), TL ($r = 0.501$) и SFL ($r = 0.448$), несколько меньший — PlW ($r = 0.326$) и WCF ($r = -0.365$). Вторая КП в большей степени коррелирует с вегетативными признаками

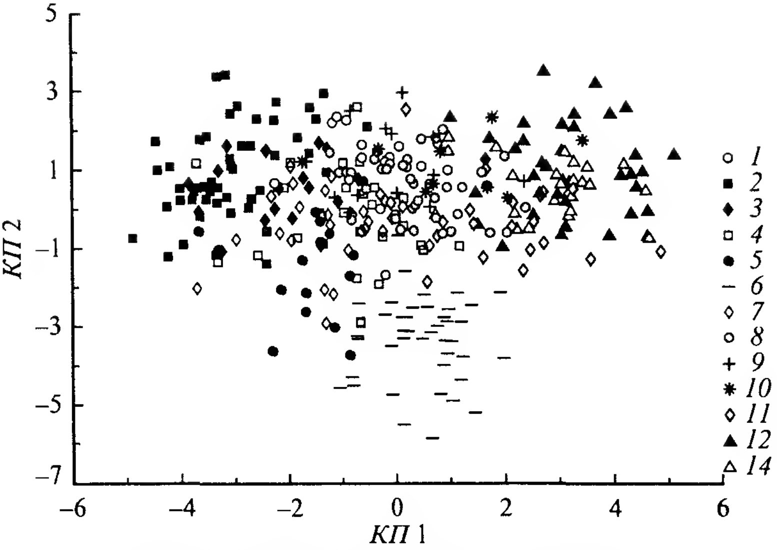


Рис. 3. Распределение значений канонических переменных (*КП*) в пространстве 2 осей координат для выборок *Iris setosa* при дискриминантном анализе.

1—12, 14 — выборки (см. табл. 1).

LS ($r = 0.647$), BN ($r = -0.496$). Наибольший вклад в КП3 вносят признаки LL ($r = 0.930$) и LCF ($r = -0.456$).

Распределение растений по значениям канонических переменных (КП1 и КП2) показано на рис. 3. В целом наблюдается трансгрессия между исследованными выборками в соответствии с географическим расположением без их полного обособления. Меньшее число цветков и бутонов на побеге, короткие трубки околоцветника и тычиночные нити характерны для растений средних и северных Курильских о-вов (табл. 2), о чем свидетельствует их место в области отрицательных значений КП1 (рис. 3). Наоборот, высокие показатели этих признаков отмечены у приморских

ТАБЛИЦА 5

Распределение растений *Iris setosa* по 13 выборкам (*1—12* и *14*)

Выборка	Точность дискриминации, %	Численность растений, отнесенных к «своим» и другим выборкам												
		1	***2***	***3***	***4***	***5***	***6***	***7***	***8***	***9***	***10***	***11***	***12***	***14***
1	85.71	12	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	86.54	1	45	0	1	0	0	4	1	0	0	0	0	0
3	76.47	0	1	13	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0
4	52.00	0	0	3	13	0	1	4	3	0	0	0	1	0
5	93.75	0	0	1	0	15	0	0	0	0	0	0	0	0
6	97.67	0	0	0	0	0	42	1	0	0	0	0	0	0
7	57.69	0	2	1	2	3	1	15	1	1	0	0	0	0
8	81.25	0	0	0	3	0	1	1	39	0	0	3	0	1
9	66.67	1	0	0	0	0	0	0	2	10	3	2	0	0
10	90.00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	1	0	0
11	71.43	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3	15	2	0
12	78.38	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	29	6
14	74.07	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	5	20
Среднее	78.92	14	49	18	21	18	45	28	48	13	12	21	37	27

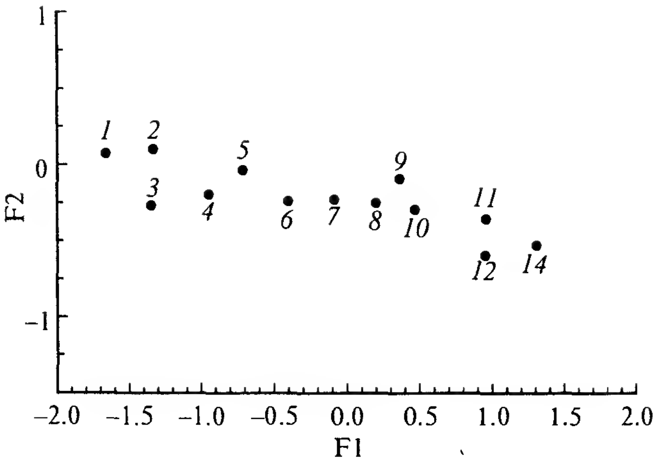


Рис. 4. Распределение значений главных компонент *F*1 и *F*2 в факторном анализе средних значений признаков в выборках *Iris setosa*.

1—12, *14* — выборки (см. табл. 1).

выборок (табл. 2), которые находятся в положительных значениях КП1 (рис. 3). Промежуточное положение занимают среднекурильские растения. Из общего массива выделяются выборки *5* и *6* средних островов Курил. Они находятся в области отрицательных значений КП2, что позволяет выявить их отличие по длине генеративного побега.

Суммарная точность дискриминации, т. е. точность отнесения к своей группе-выборке, составляет 78.92 %, а по выборкам она варьирует от 52 до 90 % (табл. 5). Группировка по особям для разных выборок также представлена в табл. 5. Из табл. 4 и рис. 3 видно, что среднекурильские растения в основном группируются вместе. В эту же группу можно включить и растения выборки *1*. Растения южнокурильских выборок образуют свою группу, а приморские выборки объединяются друг с другом, и только по 2 растения из каждой выборки группируются с южнокурильскими выборками. Изначальная заданность региона исследования повышает точность дискриминации по этим регионам до 89.46 %. Использование только вегетативных признаков позволяет дискриминировать выборки на 57.84 %.

Дополнительно провели факторный анализ выборок по средним значениям признаков с использованием тех же признаков, что и ранее в каноническом, при этом исключены 3 признака с минимальным вкладом в канонические переменные — SCW, LSW и CL. Результат факторного анализа представлен графически (рис. 4), видна четкая зависимость расположения выборок от их географического происхождения.

Обсуждение

В исследовании было обнаружено, что морфологические признаки изменчивы в разной степени. Наибольшие коэффициенты вариации присущи вегетативным признакам, признакам внутренней доли околоцветника и размерам рыльца. Изменчивость размеров оберток вызвана отчасти тем, что для измерений были взяты генеративные побеги с разными по очередности раскрытия цветками. Так как в момент распускания 1-го бутона обертка еще зеленая, а ко времени раскрытия 3-го цветка обертка успевает высохнуть частично или полностью и уменьшиться в размерах, то и изменчивость их выше, чем могла бы быть при сравнении только генеративных побегов с первым раскрывшимся цветком. Однако быстро высыхают только средние или мелкие обертки. Наружные обертки крупных размеров имеют килевидную форму и высыхают медленнее. Они всегда длиннее, чем внутренние, и встречаются как единично, так и составляют до 30 % в некоторых популяциях. Килевидные обертки обнаружены в выборках *5*, *8—10*. Для детального анализа этого признака в популяциях *I. setosa*, вероятно, необходимы более репрезентативные выборки. Высокая изменчивость размеров рыльца, возможно, связана с тем, что цветки для измерений были взяты в разные фазы после раскрытия. Размеры различных частей внутренних долей околоцветника также изменяются в широких пределах. Как известно, внутренние доли околоцветника выполняют у ирисов сигнальную функцию. У *I. setosa* этот орган редуцирован до щетинки, размеры которой жестко не детерминированы и могут варьировать в значительных пределах как между популяциями (рис. 2), так и в пределах одной популяции между разными цветками на генеративном побеге (в выборке *8* $F = 7.99$, $p < 0.0096$). Отклонения от нормального распределения по признаку SPW также происходят из-за редко встречающихся в популяциях *I. setosa* цветков с расширенными пластинками внутренних долей околоцветника, достигающими 0.40—0.65 см шир. (по одному в выборках *8*, *11*, *14*).

При сравнении выборок *13* и *14*, взятых в разные годы из одной популяции, были получены значимые различия. Весна и первая половина июня до начала цветения ирисов в 1995 г. были более влажными и теплыми, чем в 1996 г. В результате в 1996 г. генеративные побеги образовались менее ветвистыми с меньшим количеством цветков и бутонов, чем в 1995 г., однако с более крупными цветками (статистически значимые различия получены по признакам TL, P1L, SFL, LSL). Вероятно, погодные условия разных лет оказывают существенное воздействие на изменчивость морфологических признаков *I. setosa*.

Для понимания характера изменчивости признаков генеративных побегов и цветков в популяциях *I. setosa* важно обратиться к условиям, в которых вид произрастает. На побережье Приморья климат морской, а по мере движения на запад становится все более континентальным. Изученные приморские выборки находятся в условиях, близких к условиям южных островов Курильской дуги. Температурный градиент самой Курильской дуги изменяется не клинально, но обнаруживает минимум среднемесячных летних температур на самых северных островах среднего звена и южных островах северного звена гряды. С приближением к Камчатке происходит незначительное потепление климата (Справочник..., 1970). Климатические условия в зоне обитания островных популяций *I. setosa* определяются, таким образом, не только географической широтой, но и температурой морских течений, а также микрорельефом собственно островов. Все эти факторы вместе оказывают значительное воздействие на растительность островов (Соловьев, 1945; Васильев, 1946; Воробьев, 1963), а также на *I. setosa*.

При анализе полученных данных в основном прослеживаются непрерывные изменения признаков, создающие межпопуляционный континуум, обусловленный климатическими изменениями в изученной части ареала. Однако некоторое отклонение от этой зависимости хорошо прослеживается на выборках *5* и *6* (рис. 3), что, вероятно, связано с микроклиматическими условиями местообитания. На о-ве Уруп в бухте Новокурильская популяция *I. setosa* закрыта от сильных ветров с моря сопками, что благоприятствует развитию высоких ветвистых растений. Аналогичная ситуация сложилась на о-ве Чирпой, где малочисленная популяция произрастает исключительно в ложбине, укрытой от ветров. Кроме того, обе популяции расположены на охотоморском побережье островов, где климатические условия более мягкие в сравнении с тихоокеанским побережьем, что особенно заметно на крупных островах (Воробьев, 1963) Уруп, Итуруп, Кунашир. На открытых, продуваемых ветрами и подверженных воздействию постоянных туманов, участках растения *I. setosa* маловетвистые, низкие, с небольшим числом цветков. Примером могут служить выборки *1—4* (табл. 2).

К описанной Комаровым (1927) на Камчатке *I. setosa* f. *alpina*, по-видимому, можно отнести низкорослые растения этих 4 выборок с минимальным значением NSF. Однако там не обнаружено одноцветковых форм. Это могло быть следствием того, что таких форм нет вообще. Распускание бутонов чаще всего происходит поочередно; во время цветения первого цветка остальные бутоны скрыты под обертками, и это создает впечатление, что первый цветок на цветоносе единственный.

С другой стороны, в связи с постепенным изменением признаков, используемых таксономистами *I. setosa*, встает вопрос о границе, после которой генеративный побег можно считать высоким или низким. Крайним проявлением низкорослости является *I. setosa* f. *serotina*, у которой цветки появляются прямо среди пучка прикорневых листьев. Это в принципе характерно для более северных популяций. Однако роль микрорельефа выражается в нарушении градиента широтной изменчивости. Так, форма, описанная с Камчатки (Комаров, 1927), встречается на о-ве Онекотан (Черняева, 1973) — одном из самых суровых Курильских о-вов. А. М. Черняева (1973) определила *I. setosa* только до вида, но, судя по описанию, растения принадлежат к *I. setosa* f. *serotina*. На о-ве Онекотан, расположенном между о-вом Расшуа и о-вом Парамушир, ужесточение условий произрастания проявляется в редукции стебля. Тем самым данные Черняевой (1973) заполняют недостающее звено в наших исследованиях, касающееся признака LS на Курильских о-вах.

Таким образом, у *I. setosa* Курильских о-вов и Приморского края обнаружены непрерывные изменения признаков, создающие межпопуляционный континуум. Изменчивость признаков на изученной части ареала ассоциирована с ужесточением условий произрастания вида. При этом основными признаками, дискриминирующими популяции, являются вегетативные признаки (высота генеративного побега, число ветвей, цветков и бутонов на генеративном побеге) в сочетании с признаками цветка (длина трубки околоцветника и тычиночной нити).

Анализ изменчивости морфологических признаков *I. setosa* не дает основания для выделения каких-либо подвидовых категорий и позволяет считать этот вид единым на изученной части ареала.

Благодарности

Представленная работа частично поддержана грантами «The Biological Sciences Directorat (Biotic Surveys and Inventories Program» и «The International Program Division of the U. S. National Science Foundation» (грант № DEB-9400821 и DEB-9505031); «The Japan Socienty for the Promotion of Science» (грант № BSAR-401); фондом Государственной научно-технической программы Российской Федерации «Биологическое разнообразие».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильев В. Н. Краткий очерк растительности Курильских островов // Природа. 1946. № 6. С. 40—53.

Воробьев Д. П. Растительность Курильских островов. М.; Л., 1963. 92 с.

Доронькин В. М. Iridaceae // Флора Сибири. Новосибирск, 1987. Т. 4. *Araceae—Orchidaceae*. С. 113—125.

Егорова Е. М. Дикорастущие декоративные растения Сахалина и Курильских островов. М., 1977. С. 98—101.

Комаров В. Л. Флора полуострова Камчатки. М.; Л., 1927. Т. 1. С. 306—308.

Павлова Н. С. Касатиковые — *Iridaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1987. Т. 2. С. 414—426.

Родионенко Г. И. Род Ирис — *Iris* L. М.; Л., 1961. 215 с.

Соловьев А. Курильские острова. М.; Л., 1945. 196 с.

Справочник по климату СССР. Вып. 34. Сахалинская область. Ч. 1. Температура воздуха. Температура почвы. Атмосферные явления. Л., 1970. 272 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Черняева А. М. К флоре острова Онекотан // Бюл. ГБС. 1973. Вып. 87. С. 21—29.

Числа хромосом цветковых растений флоры СССР. Л., 1990. Т. 1. 453 с.

Hara H., Kurosawa S. Cytotaxonomical notes on some Japanese plants // J. Jap. Bot. 1963. Vol. 38. N 4. P. 113—116.

Hayashi K., Ootani S., Iwashina T. Comparative analysis of the flavonoid and related compounds occurring in three varieties of *Iris setosa* in the flora of Japan // Res. Inst. Evolut. Biol. Sci. Rep. 1989. Vol. 6. P. 30—60.

Hultén E. Flora of Kamtchatka and the adjacent islands // Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handl. 1927. Tredje ser. Bd. 5. P. 254—256.

Hultén E. Flora of Alaska and neighboring territories. Stanford, 1968. 1008 p.

Mathew B. The *Iris*. London, 1981. 202 p.

Scoggan H. J. The flora of Canada. Pt 2. *Pteridophyta. Gymnospermae. Monocotyledoneae.* Ottawa, 1978. 520 p.

Serizawa Y., Kondo N. Chromosome studies on *Iris setosa* and its two varieties in Japanese flora // Res. Inst. Evolut. Biol. Sci. Rep. 1992. Vol. 7. P. 19—33.

Sugawara S. Illustrated flora of Saghalien with descriptions and figures of phanerogams and higher cryptogams indigenous to Saghalien. Vol. 2. 1939. P. 598—599.

Sugawara S. Plants of Saghalien / A list of the vegetation — totality in the Saghalien. With the description of ligneous plants, useful plants and naturalized plants. 1937. P. 131—132.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Институт биологии моря
Владивосток
e-mail: biotech@eastnet.febras.ru

Получено 16 IV 1999

SUMMARY

Variability of 32 morphological characters was investigated in *Iris setosa* taken from among 15 natural localities of Primorsky region and Kurile Islands (Russian Far East). The weather conditions of the year were found to affect significantly the character variability. Significant size differences of the flowers along generative shoots were found, the first flowers to open being larger than the next ones. Basing on the canonical, discriminant and factor analyses a classification of individual plant samples has been made which includes both vegetative and reproductive characters. It shows a continuous variability of characters due *I. setosa* populations probably due to the gradients of climatic modifications along the line of the north and south Kuriles.

УДК 582.992

Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 3

© **А. Д. Михеев**

О *CAMPANULA DOLOMITICA* И *C. KIRPICZNIKOVII* (*CAMPANULACEAE*) ФЛОРЫ СЕВЕРНОГО КАВКАЗА

A. D. MIKHEEV. ON *CAMPANULA DOLOMITICA* AND *C. KIRPICZNIKOVII* (*CAMPANULACEAE*) FROM NORTHERN CAUCASUS

Уточняется морфологическая характеристика и географическое распространение *Campanula dolomitica*. Высказывается суждение о названии *C. kirpicznikovii* как синониме *Campanula dolomitica*.

Ключевые слова: Кавказ, род *Campanula*, таксономия и номенклатура, географическое распространение.

В 1930 г. Е. А. Буш описала новый вид *Campanula dolomitica* E. Busch по материалам, собранным ею и Н. А. Бушем в 1927 г. в Балкарии (горы Думагур и Сукан) и в Осетии (Дигория, близ с. Таторс). Образцы типового материала из Балкарии характеризуются небольшими размерами и слабыми стеблями с более мелкими цветками в малоцветковых кистях и растут, как указано на этикетках, «на скалах и осыпях» и «среди разнотравья». Экземплярам же из Дигории, растущим на «субальпийском лугу» в густой и высокой траве, свойственны приподнимающиеся, более длинные стебли с крупными одиночными цветками, увенчивающими цветоножкообразные цветоносы с редуцированными (стерильными) прицветниками. И тем и другим присущи звездчато простертые при отцветании чашелистики.

К сожалению, оценка признаков нового вида, как сейчас стало ясно, была сделана автором не вполне верно. В рубрике «Родство», сравнивая *C. dolomitica* с наиболее близким *C. alliariifolia* Willd., Е. А. Буш (1930) основное отличие видит в крупных, до 5 см, цветках, сидящих всегда на длинных, до 20 см, цветоножках в пазухах листьев, а также лежачих стеблях, чего никогда не бывает у *C. alliariifolia*, у которой цветки мельче, в односторонних кистях на коротких цветоножках, а стебли высокие, прямые и крепкие. В числе отличительных признаков Е. А. Буш не упоминает горизонтально отгибающиеся при отцветании чашелистики, очевидно не считая это существенным.

Ан. А. Федоров (1958 : 215) при обработке рода *Campanula* для «Флоры СССР» избрал лектотипом вида один из образец из Таторса, изображенный в работе Е. Буш. При этом он посчитал образец из Балкарии (цитированный первым среди синтипов Е. Буш) как «плохой и недоразвитый» (на наш взгляд, как раз более характерный для вида). В своей трактовке *C. dolomitica* Ан. А. Федоров не упоминает об отгибающихся при плодах зубцах чашечки.

В дальнейших работах монографов семейства *Campanulaceae* (Харадзе, 1976 : 49, Галушко, 1980 : 142; Колаковский, 1991 : 84; Oganesian, 1995 : 286, и др.) укрепилось данное неверное представление о *C. dolomitica*, поэтому основное множество особей вида не узнавалось ни в природе, ни в гербарии,• а его образцы определялись как *C. alliariifolia* (очень редко как *C. kirpicznikovii* Fed.).

Наши наблюдения *C. dolomitica* в природе (Кабардино-Балкария) и изучение гербарного материала LE, собранного в Осетии и на Восточном Кавказе (особенно массовых сборов Н. Н. Цвелева, С. К. Черепанова, Г. Н. Непли, А. Е. Боброва во внутреннем Дагестане), показали, что этот вид, считавшийся эндемиком Центрального Кавказа, довольно обычен (но не столько в субальпийском, сколько в лесном поясе) на каменисто-щебнистых и травянистых склонах от верхнего течения Малки (и Хасаута) до Прикаспийского Дагестана и что основные характеристики вида отражены в диагнозе и видны на типовом материале. Выяснилось, что морфологически и экологически *C. dolomitica* довольно сильно изменчив. Обычно он представлен особями с цветками размером 2.5—3 см в нередко длинных кистях, растения же с особо крупными одиночными цветками только изредка встречаются в пределах ареала, причем это скорее исключение, чем правило. Весьма характерны для *C. dolomitica* лежачие стебли, особенно у растений, растущих в траве или на подвижных, более увлажненных субстратах склонов. В местообитаниях с ослабленной конкуренцией и хорошим освещением развиваются довольно мощные, крепкие, прямостоячие стебли, но невысокие, едва ли выше 40 см, иногда простые, часто сильно разветвленные в нижней части, при этом ветви нередко бывают сильнее основного стебля. Такое морфологическое строение имеют экземпляры, собранные Е. А. и Н. А. Буш в Таторсе. Их пазушные длинные «цветоножки» (по выражению Е. А. Буш, цит. соч. : 217) являются, как уже сказано выше, цветоносами с редуцированными стерильными прицветниками, на которых в особых условиях субальпийского пояса в высокой траве формируются не кисти цветков, а одиночные крупные (за счет неразвития боковых) верхушечные цветки. Зачастую можно наблюдать локальные популяции (демы), составленные из растений как с лежачими, так и прямостоячими стеблями.

Все морфологическое многообразие особей *C. dolomitica* объединено одним неизменным признаком — звездчато простертыми по отцветании чашелистиками; отгибание зубцов чашечки начинается сразу после оплодотворения, что, вероятно, имеет какое-то биологическое приспособительное значение.

Таким образом, мнение Е. А. Буш и последующих исследователей о том, что для *C. dolomitica* не свойственны прямостоячие побеги и цветки в кистях на коротких цветоножках, оказалось ошибочным, а такой существенный признак, как звездчато простертые чашелистики по отцветании, не был учтен.

Ан. А. Федоров, очевидно, не обратил внимание на отмеченный Е. А. Буш (1930) в диагнозе *C. dolomitica* признак отогнутости зубцов чашечки, иначе бы он вряд ли счел нужным описывать из Балкарии еще один вид из близкого родства — *C. kirpicznikovii* Fed. (Федоров, 1953 : 379). Описал он его по 3 фрагментам, собранным М. Э. Кирпичниковым на скалах у Чегемского водопада: 2 небольших (12—15 см) отцветающих побега и розетка прикорневых листьев. В качестве отличительных (от *C. alliariifolia*!) признаков он указал на отогнутые чашелистики, почти голые изнутри и снаружи венчики (на самом же деле снаружи они мелко опушены, но не столь густо, как у *C. alliariifolia*) и на удлиненные прикорневые листья. Если учесть, что корень с розеточными листьями, скорее всего, принадлежит другому виду (вероятно, *C. pendula* Bieb.; хотя в данном случае это неважно, поскольку такие листья могут вырасти в результате модификации и у *C. pendula*, и у *C. dolomitica*), то оставшиеся признаки свойственны и *C. dolomitica*. Иначе говоря, под названием *C. kirpicznikovii* описан один из образчиков *C. dolomitica*, выросший в трещине скалы.

Специально предпринятый в 1976 г. Т. Н. Поповой сбор колокольчиков sect. *Cordifoliae* в районе Чегемского водопада не подтвердил существования *C. kirpicznikovii* как вида, все собранные ею образцы отнесены нами к *C. dolomitica*. Кстати, сам Ан. А. Федоров некоторые образцы, подобные чегемским (с длинными кистями), определял правильно — как *C. dolomitica*, например собранные М. Е. Романовой (Дарьяльское ущелье близ Владикавказа, 27 VI 1929), М. Кротовым (Кабарда, Эльбрусский р-н, Новый Кругозор, 27 VII 1951; Балкария, близ Нижнего Голубого озера, 7 VIII 1951), В. Пальцевым (близ Нальчика, 23 VI 1917 и 31 VII 1917), В. Богдановым (Ардон, В. Мизур, VII 1940), Е. Буш (перевал Хызны на Центральном Кавказе, 6 VIII 1931).

А. А. Колаковский (1991 : 82) приводит *C. kirpicznikovii* в качестве самостоятельного вида, но весьма сомнительного и из самого ближайшего родства *C. alliariifolia*, не дав ему номера и фактически считая синонимом этого последнего. М. Э. Оганесян (Oganesian, 1995 : 285) также не признает его, но относит это название в синонимы к *C. alliariifolia*, что неверно. Более правильное суждение о *C. kirpicznikovii* высказала А. Л. Харадзе (1976 : 49). Она хотя и признавала его как вид, но объединяла вместе с *C. dolomitica* в ser. *Ochroleucae* Char. (хотя и напрасно включила сюда *C. ochroleuca* Kem.-Nath. и назвала так ряд; выделение ряда (лучше — подсекции) правомерно, но *C. ochroleuca* не из родства *C. dolomitica*, а является синонимом *C. alliariifolia*).

Исходя из вышеизложенного *C. dolomitica* E. Busch должна цитироваться следующим образом: *C. dolomitica* E. Busch, 1930, Тр. Бот. муз. АН СССР, 22 : 215. — *C. alliariifolia* auct. non Willd.: Колаковский А. А. 1991, Колокольчиковые Кавказа: 82, p. p.; Oganesian, 1995, Candollea, 50 : 285, p. p. — *C. kirpicznikovii* Fed. 1953, Бот. мат. (Ленинград), 15 : 379, он же, Фл. СССР, 24 : 217; Харадзе, 1976, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 32 : 49.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буш Е. А. Новый колокольчик с Северного Кавказа // Тр. Бот. музея АН СССР, 1930. Т. 22. С. 215—217.

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа (Определитель). Ростов н/Д, 1980. Ч. 3. 328 с.

Колаковский А. А. Колокольчиковые Кавказа. Тбилиси, 1991. 176 с.

Федоров Ан. А. Новые кавказские и иранские виды колокольчиков // Бот. материалы (Ленинград). Л., 1953. Т. 15. С. 373—380.

Федоров Ан. А. Сем. Колокольчиковые — *Campanulaceae* Juss. // Флора СССР. М.; Л., 1958. Т. 24. С. 126—448.

Харадзе А. Л. Род *Campanula* L. s. l. на Кавказе // Заметки по систематике и географии растений (Тбилиси). 1976. Вып. 32. С. 46—56.

Oganesian M. Synopsis of Caucasian *Campanulaceae* // Candollea. 1995. Vol. 50. P. 275—308.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 23 III 1999

SUMMARY

Morphological characteristics and geographical distribution of *Campanula dolomitica* are defined more precisely. An idea of the name *C. kirpicznikovii* as a synonym of *Campanula dolomitica* is substantiated.

УДК 069.51 : 582.572.4/.894

Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 3

© **В. Е. Аветисян, М. Я. Асатрян**

ТИПОВЫЕ ОБРАЗЦЫ ТАКСОНОВ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ, ХРАНЯЩИЕСЯ В ГЕРБАРИИ ОТДЕЛА СИСТЕМАТИКИ И ГЕОГРАФИИ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ ИНСТИТУТА БОТАНИКИ НАН РЕСПУБЛИКИ АРМЕНИЯ (ERE)

6. ДОПОЛНЕНИЯ

V. E. AVETISYAN, M. Ya. ASATRYAN. TYPE SPECIMENS OF VASCULAR PLANTS KEPT IN HERBARIUM OF THE DEPARTMENT OF HIGHER PLANTS, BOTANICAL INSTITUTE NAS, ARMENIAN REPUBLIC (ERE). 6. SUPPLEMENTS

Приведены типовые и автентичные образцы, относящиеся к 54 видам и 29 таксонам внутривидового ранга из семейств *Amaryllidaceae*, *Apiaceae*, *Apocynaceae*, *Asclepiadaceae*, *Asteraceae*, *Brassicaceae*, *Caprifoliaceae*, *Caryophyllaceae*, *Cyperaceae*, *Fabaceae*, *Grossulariaceae*, *Iridaceae*, *Liliaceae* s. l., *Oleaceae*, *Orobanchaceae*, *Plumbaginaceae*, *Poaceae*, *Polygalaceae*.

Ключевые слова: систематика, типовые образцы сосуднстых растений, гербарий ERE.

Данное сообщение завершает основную серию наших публикаций (Аветисян и др., 1996, 1997, 1998, 1999, 2000) о коллекции типовых образцов в гербарии ERE. Предлагаемые дополнения обусловлены как описанием новых таксонов однодольных в связи с подготовкой к печати 10-го тома «Флора Армении», так и выявлением новых типовых образцов и автентиков в процессе работы с гербарием. В некоторых же случаях не всегда было осуществимо своевременное изучение протологов, примером чему, в частности, могут служить дополнения среди таксонов крестоцветных с авторством Е. Н. Бордзиловского и др.

Ниже приведены сведения о типовых образцах 83 таксонов видового (54) и внутривидового (29) рангов из семейств *Amaryllidaceae*, *Apiaceae*, *Apocynaceae*, *Asclepiadaceae*, *Asteraceae*, *Brassicaceae*, *Caprifoliaceae*, *Caryophyllaceae*, *Cyperaceae*, *Fabaceae*, *Grossulariaceae*, *Iridaceae*, *Liliaceae* s. l., *Oleaceae*, *Orobanchaceae*, *Plumbaginaceae*, *Poaceae*, *Polygalaceae*.

Для каждого таксона указаны первоначальное научное название с номенклатурной цитатой (если таксон в настоящее время имеет новую трактовку, то она указывается в скобках), категория типа гербарного образца и регион, из которого описан таксон.

Amaryllidaceae

Galanthus artjuschenkoae Gabrielian, 1999, Фл., раст., раст. рес. Армении, 12 : 13. — Holotypus, isotypi, paratypi. Армения.

Apiaceae

Bupleurum kozo-poljanskyi Grossh., 1920, Тр. Тифл. бот. сада 2, 1 : 13; emend Takht. 1940. Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси) 9 : 23. — Isotypus. Армения.

B. oroboides Sosn., 1938, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 2 : 4. — Syntypi. Армения.

Heracleum daralaghezicum Takht., 1940. Ind. sem. Hort. Erivanensis: 39 et 1940. Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 9 : 24. — Specimina authentica (topotypi). Армения

H. pastinacifolium K. Koch, 1842, Linnaea, 16 : 360. — Topotypi. Армения.

Peucedanum pauciradiatum Tamamsch., 1936, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 3 : 225. — Holotypus, specimen authenticum. Нахичеванская республика.

Seseli sedae Takht., 1940, Ind. sem. Hort. Erivanensis: 39 et 1940, Зам. сист. геогр раст. (Тбилиси), 9 : 24. — Holotypus, specimina authentica (topotypi). Армения.

Apocynaceae

Apocynum armenum Pobed., 1949, Бот. мат. (Ленинград), 11 : 131. — Isoparatypus Армения.

Asclepiadaceae

Cynanchum kuznetzovii E. Bordz., 1928, Вісн. Київ. бот. саду, 7—8 : 20. — Toposyntypi. Армения.

Asteraceae

Artemisia caerulescens L. subsp. *garantae* V. Xirau et S. Cambra, 1996, in J. Walles et M. Torrel, Fontiqueria, 44 : 17. — Isotypus. Испания.

Carthamus tamamschjanae Gabrielian, 1987, Фл., раст., раст. рес. Армении, 10 : 21. — Holotypus. Армения.

Centaurea razdorskyi Karjagin, 1963, Фл. СССР, 28 : 607. — Isosyntypi. Азербайджан.

C. schistosa Sosn., 1963, Фл. СССР, 28 : 611. — Isotypus. Азербайджан.

Cousinia armena Takht. var. *angustifolia* Takht. in sched. — Specimina authentica Армения.

C. armena Takht., var. *pinnatiloba* Takht. in sched. — Specimen authenticum Армения.

C. megrica Takht., 1937, Тр. Арм. фил. АН СССР, биол. сер. 2 : 186. — Holotypus, isotypi. Армения.

Pyrethrum grossheimii Sosn., 1928(1927), Beih. Bot. Centralbl. 44, 2 : 243 (=*Tanacetum parthenifolium* (L.) Sch. Bip.). — Specimen authenticum. Нахичеванская республика.

P. ordubadense Manden., 1959, Бот. мат. (Ленинград), 19 : 358. — Isotypus. Нахичеванская республика.

P. parthenifolium Willd. var. *sevangensis* Sosn. ex Grossh., 1929, Журн. Русск. бот общ. 14, 3 : 314. — Syntypi. Армения.

Brassicaceae

Aethionema lipskyi N. Busch, 1907, Fl. Cauc. Crit. 3, 4 : 131. (=*A. szovitsii* Boiss.). — Topotypi. Нахичеванская республика.

Alyssum buschianum Grossh., 1929, Журн. Русск. бот. общ. 14, 3 : 307. — Specimina authentica. Нахичеванская республика.

A. globosum Grossh., 1939, Изв. Азерб. фил. АН СССР, 5 : 74. (=*Takhtajaniella globosa* (Grossh.) V. Avet. 1980, Сист. и эвол. высш. раст.: 54). — Holotypus (фото). Азербайджан.

Crambe armena N. Busch, 1927, Вестн. Тифл. бот. сада, нов. сер. 3—4 : 7. — Isotypi. Нахичеванская республика.

Erysimum ibericum Bieb. var. *brevisiliqua* E. Bordz., in sched. — Specimina authentica. Армения.

E. szovitsianum Boiss. var. *orthocarpum* E. Bordz., 1931, Вісн. Київ. бот. саду, 12—13 : 128. — Holotypus. Армения.

Isatis brachycarpa C. A. Mey. var. *pilosiucula* E. Bordz., 1931, Вісн. Київ. бот. саду, 12—13 : 123. — Isotypus. Армения.

I. brachycarpa C. A. Mey. var. *pilosiuscula* E. Bordz. f. *amblyocarpa* E. Bordz., 1931, Вісн. Київ. бот. саду, 12—13 : 123. — Isotypus. Армения.

I. canescens DC. *armeniaca* E. Bordz., 1931, Вісн. Київ. бот. саду, 12—13 : 122 (=*I. grossheimii* N. Busch). — Isosyntypus. Армения.

I. canescens DC. var. *communis* E. Bordz., 1931, Вісн. Київ. бот. саду, 12—13 : 122 (=*I. grossheimii* N. Busch). — Isosyntypus. Армения.

I. canescens DC. var. *gjuneica* E. Bordz., 1931, Вісн. Київ. бот. саду, 12—13 : 122 (=*I. sevangensis* N. Busch). — Isotypus. Армения.

I. grossheimii N. Busch, 1923, Not. Syst. Herb. Hort. Bot. Petr. 4, 19—20 : 146. — Specimina authentica. Армения.

I. latisiliqua Stev. subsp. *subradiata* (Rupr.) N. Busch var. *cyclocarpa* E. Bordz. f. *leiocarpa* E. Bordz., 1931, Вісн. Київ. бот. саду, 12—13 : 118 (=*I. steveniana* Trautv.). — Isotypus. Армения.

I. latisiliqua Stev. subsp. *subradiata* (Rupr.) N. Busch var. *ellipsocarpa* E. Bordz., 1931, Вісн. Київ. бот. саду, 12—13 : 117 (=*I. steveniana* Trautv.). — Specimen authenticum. Армения.

I. latisiliqua Stev. subsp. *subradiata* (Rupr.) N. Busch var. *obovata* E. Bordz., 1931, Вісн. Київ. бот. саду, 12—13 : 118 (=*I. steveniana* Trautv.). — Isotypus. Армения.

I. ornithorhynchus N. Busch, 1927, Вестн. Тифл. бот. сада, нов. сер., 3—4 : 5. — Isosyntypi. Нахичеванская республика.

I. sevangensis N. Busch, 1936, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 3 : 356. — Isosyntypus. Армения.

Peltariopsis grossheimii N. Busch, 1927, Вестн. Тифл. бот. сада, нов. сер. 3—4 : 10. — Specimina authentica. Нахичеванская республика.

Sisymbrium loeselii L. var. *dense-hirtum* N. Busch, 1908, Fl. Cauc. Crit. 3, 4 : 209. — Specimina authentica. Армения.

Sterigmostemum acanthocarpum (Fisch. et C. A. Mey.) Grossh. f. *verrucosa* Tamamsch., in sched. — Specimina authentica. Нахичеванская республика.

Thlaspi rostratum N. Busch, 1927, Вестн. Тифл. бот. сада, нов. сер., 3—4 : 10. — Isotypi. Нахичеванская республика.

T. tatianae E. Bordz., 1931, Вісн. Київ. бот. саду, 12—13 : 114 (=*Caproceras tatianae* (Bordz.) Grossh.) — Syntypi. Армения.

Caprifoliaceae

Sambucus tigranii Troitsky, 1936, Тр. Ереванск. Унив. сер. биол. 1 : 36. — Topotypi. Армения.

Caryophyllaceae

Allochrusa takhtajanii Gabrielian et Dittrich, 1990, Биол. журн. Армении, 43, 3 : 184. — Holotypus. Армения.

Cyperaceae

Eleocharis transcaucasica Zinserl., 1935, Фл. СССР, 3 : 385. — Isotypus. Армения.

Fabaceae

Astragalus bylowae Jelen., 1926, Бюлл. Моск. общ. исп. пр., отд. биол. 67, 3 : 128. — Topotypus. Армения.

Medicago sativa L. var. *grandiflora* Grossh., 1919, Зап. научно-прикл. отд. Тифл. бот. сада, 1 : 18. — Specimina authentica. Армения.

M. sativa L. var. *parviflora* Grossh., 1919, Зап. научно-прикл. отд. Тифл. бот. сада, 1 : 18. — Specimina authentica. Армения.

Grossulariaceae

Grossularia takhtajanii Mulk. in sched. — Specimina authentica. Армения.

Iridaceae

Crocus geghartii Sosn., 1949, Тр. Бот. сада АН АрмССР, 11 : 8. — Typus, isotypus. Армения.

Gladiolus hajastanicus Gabrielian, 2000, Фл. Армении, 10 : в печ. — Holotypus, isotypus. Армения.

G. kotschyanus Boiss. subsp. *distychus* Gabrielian, 2000, Фл. Армении, 10 : в печ. — Holotypus, isotypi. Армения.

G. menitzkyi Gabrielian, 2000, Фл. Армении, 10 : в печ. — Holotypus, isotypus. Армения.

G. persicus Boiss., 1846, Diagn. pl. or. nov. 1, 7 : 102. — Isosyntypus. Иран.

G. szovitsii Grossh., 1927, Beih. Bot. Centralbl. 44, 2 : 206. — Holotypus. Армения.

G. szovitsii Grossh. subsp. *pseudopersicus* Gabrielian et Ogan., 2000, Фл. Армении, 10 : в печ. — Holotypus. Армения.

Iris grossheimii Woronow ex Grossh., 1928, Фл. Кавк. 1 : 255. — Topotypus. Нахичеванская республика.

Liliaceae s. l.

Allium akaka Gmel. var. *regale* Tamamsch., 1935, Feddes Repert. 38 : 163. — Holotypus, isotypus. Армения.

A. antonjanii E. Bordz., 1935, Журн. Инст. бот. АН УРСР, 3, 11 : 69. (=*A. scabricarpum* Boiss.). — Typus. Армения.

A. egorovae M. V. Agab. et Ogan., 1999, Willdenowia, 1/2 : в печ. — Holotypus, isotypus, paratypi. Нахичеванская республика.

A. leonidii Grossh., 1936. Тр. Бот. инст. Азерб. фил. АН СССР (=*A. woronowii* Grossh.). — Specimen authenticum. Нахичеванская республика.

A. leucanthum K. Koch var. *tridentatum* Ogan., 1999, Фл., раст., раст. рес. Армении, 12 : 12. — Holotypus, paratypus. Армения.

A. mariae E. Bordz., 1915, Зап. Киев. общ. естеств. 25 : 71. — Topotypus. Нахичеванская республика.

A. schchianae Ogan., 1999, Фл., раст., раст. рес. Армении, 12 : 10. — Holotypus. Армения.

A. struzlianum Ogan., 1999, Фл., раст., раст. рес. Армении, 12 : 11. — Holotypus, isotypi, paratypi. Армения.

A. vasilevskajae Ogan., 1999, Willdenowia, 1/2 : в печ. — Holotypus. Армения.

Colchicum goharae Gabrielian, 1999, Фл., раст., раст. рес. Армении, 12 : 16. — Holotypus, isotypi, paratypi. Армения.

C. ninae Sosn., in sched. — Specimen authenticum. Армения.

Fritillaria penardii Boiss. subsp. *hajastanica* Gabrielian, 2000, Фл. Армении, 10 : в печ. — Holotypus, isotypus. Армения.

Merendera greuteri Gabrielian, 1999, Фл., раст., раст. рес. Армении, 12 : 15. — Holotypus, paratypi. Армения.

Ornithogalum gabrielianae Agapova, 1997, Willdenowia, 27 : 199. — Holotypus, isotypus. Армения.

O. transcaucasicum Miscz. ex Grossh., 1928, Фл. Кавк. 1 : 230. — Specimina authentica. Армения.

Scilla armena Grossh., 1927, Вестн. Тифл. бот. сада, сер. 2, 3 : 128. — Isosyntypus. Армения.

S. grossheimii Sosn., 1949, Тр. Бот. сада АН АрмССР, 2 : 7. — Holotypus. Армения.

Tulipa confusa Gabrielian f. *rubra* Gabrielian, in sched. — Specimen authenticum. Армения.

T. karabachensis Grossh., 1936, Тр. Бот. инст. АзФАН СССР, 2 : 249. — Isotypus. Армения.

T. mishtschenkoana Grossh., 1936, Тр. Бот. инст. АзФАН СССР, 2 : 261, nom. nud. (=*T. karabachensis* Grossh., *T. florenskyi* Woronow). — Specimen authenticum. Армения.

Oleaceae

Fraxinus oxycarpa Willd. var. *angustifolia* Mulk., in sched. — Specimina authentica. Армения.

Orobanchaceae

Orobanche rosea Tzvel., 1958, Фл. СССР, 23 : 687. — Specimina authentica. Нахичеванская республика.

Plumbaginaceae

Acantholimon bracteatum Boiss. var. *intermedium* E. Bordz., 1935, Журн. Инст. бот. АН УРСР, 3, 11 : 75. — Holotypus, isotypus. Армения.

Poaceae

Atropis sevangensis Grossh., 1924, in sched. (=*Puccinellia sevangensis* Grossh., 1928, Фл. Кавк. 1 : 114 et 1929, Журн. Русск. бот. общ. 14 : 300). — Specimina authentica. Армения.

Polygalaceae

Polygala alpicola Rupr. var. *tenuissima* Tamamsch., in sched. — Specimen authenticum. Армения.

P. alpicola Rupr. f. *attenuata* Tamamsch., in sched. — Specimina authentica. Армения.

P. leucothyrsa Woronow, 1916, in G. Woronow et A. Schelkovnikow, Herb. Fl. Caucasicae, 5—8 : 86 (N 381). — Isotypus. Азербайджан.

Заключение

На данном этапе изученности автентики различных типовых категорий в гербарии ERE выделены типовые образцы для 396 таксонов видового (314 таксонов) и внутривидового (82) ранга, относящихся к 139 родам, 43 семействам. Из них голотипы — для 109 таксонов (86 видов/23 внутривидовых таксонов), изотипы — 133 (115/18), синтипы — 21 (14/7), изосинтипы — 13 (9/4), лектотипы — 2. Остальные таксоны представлены паратипами, топотипами и автентичными образцами вне типового статуса. Общее число автентичных образцов с учетом повторностей составляет 870 гербарных листов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аветисян В. Е., Сафарян А. Д., Мхитарян Ю. А., Дзагурова К. М. Типовые образцы таксонов сосудистых растений, хранящиеся в Гербарии отдела систематики и географии высших растений Института ботаники НАН Республики Армения (ERE). 1. *Amaryllidaceae—Cornaceae* // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 7. С. 83—87.

Аветисян В. Е., Сафарян А. Д., Мхитарян Ю. А., Дзагурова К. М. Типовые образцы таксонов сосудистых растений, хранящиеся в Гербарии отдела систематики и географии высших растений Института ботаники НАН Республики Армения (ERE). 2. *Ericaceae—Iridaceae* // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 9. С. 78—80.

Аветисян В. Е., Сафарян А. Д., Мхитарян Ю. А., Дзагурова К. М. Типовые образцы таксонов сосудистых растений, хранящиеся в Гербарии отдела систематики и географии высших растений Института ботаники НАН Республики Армения (ERE). 3. *Lamiaceae—Polygalaceae* // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 11. С. 90—92.

Аветисян В. Е., Сафарян А. Д., Мхитарян Ю. А., Асатрян М. Я. Типовые образцы таксонов сосудистых растений, хранящиеся в Гербарии отдела систематики и географии высших растений Института ботаники НАН Республики Армения (ERE). 4. *Rosaceae* (*Amygdalus*, *Pyrus*) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 10. С. 72—74.

Аветисян В. Е., Асатрян М. Я. Типовые образцы сосудистых растений, хранящиеся в Гербарии отдела систематики и географии высших растений Института ботаники НАН Республики Армения (ERE). 5. *Polygonaceae—Ulmaceae* // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 3. С. 65—68.

Институт ботаники НАН
Республики Армения
Ереван

Получено 3 II 2000

SUMMARY

Type specimens of 54 species and 29 intraspecific taxa from the families *Amaryllidaceae*, *Apiaceae*, *Apocynaceae*, *Asclepiadaceae*, *Asteraceae*, *Brassicaceae*, *Caprifoliaceae*, *Caryophyllaceae*, *Cyperaceae*, *Fabaceae*, *Grossulariaceae*, *Iridaceae*, *Liliaceae* s. l., *Oleaceae*, *Orobanchaceae*, *Plumbaginaceae*, *Poaceae*, *Polygalaceae* are listed.

УДК 581.52

Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 3

© В. С. Ипатов, Л. А. Кирикова

РЕАКТИВНОСТЬ И ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ ВИДОВ К ЭКОЛОГИЧЕСКИМ ФАКТОРАМ

V. S. IPATOV, L. A. KIRIKOVA. REACTIVITY AND SENSITIVITY OF THE SPECIES TO ECOLOGICAL FACTORS

При исследовании связей растительности и среды предлагается использовать показатели реактивности и чувствительности вида. Первый характеризует реакцию вида на изменение экологического фактора (изменение признака в расчете на единицу фактора). Порог чувствительности показывает разницу в значениях экологического фактора, которую вид способен различать, изменяя значение того или иного признака. В качестве примеров в статье приведены пороги чувствительности ряда видов к некоторым экологическим факторам, рассчитанные по собственным и литературным данным.

Ключевые слова: экология растений, реактивность и чувствительность вида.

При исследовании связей вида с экологическими факторами и особенно при экологической интерпретации различий в обилии растений или частоте их встречаемости, показателей жизненного состояния существенный интерес могут представлять реактивность и чувствительность вида.

Определим реактивность как величину, отражающую количество изменения признака на единицу изменения экологического фактора. Рассмотрим абстрактный, но

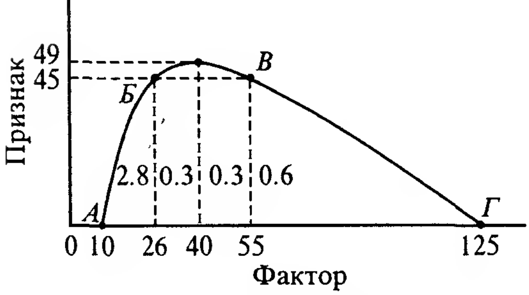


Рис. 1. Реактивность вида при разных значениях экологического фактора.
Пояснения в тексте.

вполне правдоподобный пример (рис. 1). Естественно, реакция вида неодинакова в разных частях амплитуды фактора. Чем больше крутизна кривой изменения признака, тем больше реактивность. Разделим кривую на 4 части, явно различающиеся крутизной. При значениях фактора от 10 до 26 единиц признак меняется в пределах от 0 до 45 единиц (часть кривой *А*—*Б*). Аппроксимируем эту часть прямой, тогда реактивность в этой амплитуде составит (45—0) : (26—10) = 2.8. Это означает, что при увеличении значений фактора на его единицу приходится 2.8 единиц признака. Значения реактивности в других частях амплитуды фактора приведены на рис. 1. Абсолютное значение реактивности зависит от единиц измерения экологического фактора и признака вида, поэтому ценность его ограничена. Интереснее установить порог чувствительности — разницу в значениях экологического фактора, которую вид способен «различать», изменив значение того или иного признака. Специальных исследований по определению порогов чувствительности в литературе мы не обнаружили.

Выявленный порог чувствительности зависит не только от истинной реакции вида на фактор, но и точности определения значения признака. На рис. 2 показано соответствие проективного покрытия *Oxalis acetosella* и *Maianthemum bifolium* разным значениям кислотности корнеобитаемого слоя почвы в ельнике кисличном (Ленинградская обл.). Реактивность *Oxalis acetosella* в разных частях амплитуды рН неодинакова. В диапазонах рН от 3.0 до 4.8 реактивность составила 23 % проективного покрытия на единицу рН или 2.3 % на 0.1 рН. Различить проективное покрытие с разницей 2.3 % даже на мелких площадках практически невозможно, поэтому порог чувствительности, который мы можем обнаружить несомненно больше 0.1 рН. Очевидно, порог чувствительности, который можно выявить, соответствует минимальной разнице проективного покрытия, которую можно более или менее достоверно уловить. Данные о возможных ошибках при определении проективного покрытия видов в зависимости от уровня его абсолютного значения были получены двумя способами. На 100 площадках размером 0.1 м^2 четыре исследователя оценили проективное покрытие каждого зарегистрированного здесь вида. Затем были вычислены средние отклонения оценок каждого автора от средней, полученной по данным всех авторов. Аналогичная работа была выполнена на бумажных моделях, но в этом случае вычислялась средняя разница между истинным покрытием (площадь моделей) и оценкой его разными исследователями. Результаты оказались очень близкими к натурным исследованиям. По совокупности натурных и модельных данных построена кривая (рис. 3), по которой можно определить для любого уровня проективного покрытия минимальную разницу покрытия, различаемую исследователем (назовем ее условно ошибкой). Например, при проективном покрытии примерно в 60 % она составляет около 7 %. Конечно, эти цифры приблизительные. Но, воспользовавшись ими, можно ориентировочно установить порог чувствительности *Oxalis acetosella* к кислотности при проективном покрытии в диапазоне 50—70 % и реактивности 23 % рН. При проективном покрытии 50 % «ошибка» составляет 7.7 %, а порог чувстви-

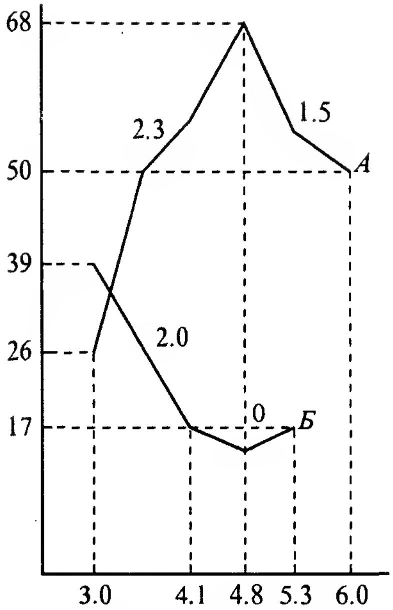


Рис. 2. Реактивность *Oxalis acetosella* (*А*) и *Maianthemum bifolium* (*Б*) к pH почвы в ельнике кисличном (Ленинградская обл.).

По оси абсцисс — pH почвы; по оси ординат — проективное покрытие, %. Цифры на графиках — значение реактивности, %/0.1 pH.

тельности равен частному от деления ошибки на реактивность, т. е. 7.7 : 23 = = 0.33 pH. При проективном покрытии 70 % ошибка равна 6.6, а порог чувствительности — 0.29 pH. Таким образом, реально обнаруживаемый порог чувствительности к pH у *Oxalis acetosella* при заданном проективном покрытии составляет от 0.29 до 0.33 (в среднем 0.31 pH).

Такого рода расчетные данные о чувствительности видов к экологическим факторам по материалам разных авторов приведены в таблице. При использовании данных по встречаемости видов в качестве «ошибки» для расчетов порога чувствительности принимались доверительные границы встречаемости при уровне значимости 5 % и числе наблюдений — 100 (по таблицам Weber, 1961).

Пороги чувствительности всех видов по отношению к приведенным в таблице факторам оказались большими. Особенно это относится к видам с широким диапа-

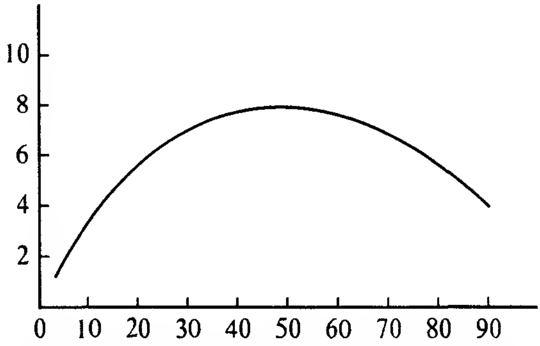


Рис. 3. Ошибки при определении проективного покрытия.

По оси абсцисс — проективное покрытие, %; по оси ординат — возможное отклонение от истинного значения проективного покрытия, %.

Чувствительность видов к некоторым экологическим факторам

А. Содержание элементов питания в подстилке (ельники; северо-запад России)

Вид	Содержание элемента, мг/100 см^3	Проективное покрытие, %	Порог чувствительности	
			единицы фактора	доля от амплитуды фактора, %
		Подвижный азот (N)		
Oxalis acetosella	3—11	20—40	2.3	29
Vaccinium myrtillus	3—9	20—40	1.5	25
Hepatica nobilis	3—7	10—20	3.0	75
Maianthemum bifolium	3—9	15—30	2.7	45
Vaccinium vitis-idaea	3—9	5—30	1.1	18
Trientalis europaea	3—11	1—10	4.0	50
		Подвижный фосфор (P)		
Oxalis acetosella	5—19	35—65	2.0	14
Vaccinium vitis-idaea	3—11	Не различает		
V. myrtillus	5—13	20—35	37	46
Maianthemum bifolium	5—13	Не различает		
Trientalis europaea	5—13	»	»	
		Подвижный калий (K)		
Oxalis acetosella	10—42	20—65	5.9	18
Vaccinium vitis-idaea	10—42	10—25	11.1	35
V. myrtillus	10—42	Не различает		
Maianthemum bifolium	10—42	»	»	
Trientalis europaea	10—42	»	»	

Б. Освещенность под пологом леса (ельники и сосняки; северо-запад России)

Вид	Освещенность, % от освещенности открытого места	Проективное покрытие, %	Порог чувствительности	
			единицы фактора	доля от амплитуды фактора, %
Pleurozium schreberi	30—90	До 40	12	20
Hylocomium splendens	30—90	До 25	15	25
Dicranum polysetum	30—100	До 35	12	17

В. Сквозистость древесного полога (сосняки; северо-запад России)

Вид	Сквозистость, %	Проективное покрытие, %	Порог чувствительности	
			единицы фактора	доля от амплитуды фактора, %
Кустистые лишайники	35—85	30—65	11	22
Зеленые мхи	35—85	10—65	5	10
Vaccinium vitis-idaea	35—85	10—30	14	28
Festuca ovina	35—85	5—25	10	20
Empetrum nigrum	35—85	До 50	6	12
Calluna vulgaris	35—85	20—60	8	16
Arctostaphylos uva-ursi	35—85	До 55	5	10

Продолжение таблицы

Г. Толщина опада (ельники и сосняки; северо-запад России)

Вид	Толщина опада, мм	Проективное покрытие, %	Порог чувствительности	
			единицы фактора	доля от амплитуды фактора, %
Pleurozium schreberi	4—25	10—30	6	29
Hylocomium splendens	4—25	До 25	6	29
Dicranum polysetum	4—25	До 30	5	24
Oxalis acetosella	5—25	15—30	7	35

Д. Толщина наилка (пойма р. Луга; северо-запад России)

Вид	Наилок, мм	Проективное покрытие, %	Порог чувствительности	
			единицы фактора	доля от амплитуды фактора, %
Zerna inermis	15—45	20—55	4	13
		Амплитуда встречаемости		
Zerna inermis	15—45	60—95	10	33
Geranium pratensis	15—45	30—75	9	30
Deschampsia cespitosa	15—45	5—50	14	47
Convallaria majalis	15—45	5—60	11	37
Festuca rubra	15—45	5—55	13	43
Rumex thyrsiflorus	15—45	5—80	21	70

Е. Кислотность подстилки (ельники и сосняки; северо-запад России)

Вид	pH	Проективное покрытие, %	Порог чувствительности	
			единицы фактора	доля от амплитуды фактора, %
Oxalis acetosella	3.0—6.0	27—70	0.4	13
Maianthemum bifolium	3.0—5.3	15—40	0.3	13
Vaccinium vitis-idaea	3.0—5.3	5—20	0.8	34
V. myrtillus	3.0—5.3	15—35	0.8	34
Trientalis europaea	3.0—4.8	10—16	0.6	21
Pleurozium schreberi	2.9—5.3	5.0—85.0	0.15	6
Hylocomium splendens	2.9—5.3	10.0—44.0	0.21	8
Dicranum undulatum	2.9—5.3	5.0—50.0	0.12	5

Ж. Увлажнение (ельники; северо-запад России)

Вид	Увлажнение (условные ступени)	Проективное покрытие, %	Порог чувствительности	
			единицы фактора	доля от амплитуды фактора, %
Oxalis acetosella	1—5	35—80	0.8	20
Trientalis europaea	1—5	До 20	1.2	30
Maianthemum bifolium	1—5	До 30	2.5	62
Vaccinium myrtillus	1—5	30—50	1.8	45
V. vitis-idaea	1—5	Не различает		

З. Гумусированность почв (степи; северо-восточный Хангай, Монголия)

Вид	Гумусированность, %	Встречаемость, %	Порог чувствительности	
			единицы фактора	доля от амплитуды фактора, %
Sanguisorba officinalis	2—10	До 84	1.4	18
Phlomis tuberosa	2—10	До 70	2.3	29
Trifolium lupinaster	2—10	До 67	1.2	15
Pedicularis flava	2—10	12—42	3.2	40
Arenaria capillaris	2—10	До 32	3.8	48
Agropyron cristatum	2—8	До 42	2.3	38
Trigonella ruthenica	2—8	До 38	1.8	30

И. Засоленность (солончаковые луга Башкирского Зауралья)

Вид	Засоление, %	Встречаемость, %	Порог чувствительности	
			единицы фактора	доля от амплитуды фактора, %
Stipa pennata	До 2.5	До 20	1.5	—
Trifolium repens	До 2.5	10—75	0.3	—
Festuca orientalis	До 2.5	40—85	1.4	—
Juncus gerardii	До 2.5	10—65	0.9	—

Примечание. Порог чувствительности — среднее значение. Учет проводился на мелких площадках от 0.1 до 1.0 м^2. По материалам: А, Е, Ж — Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Агаркова В. Н. (1977); Б, Г — Тархова Т. Н., Ипатов В. С. (1975); В — Ипатов В. С., Кирикова Л. А. (1981); Д — Самойлов Ю. И. (1970); З — Миркин Б. М., Розенберг Г. С. (1978); И — Карпов Д. Н. (1971).

зоном толерантности (например, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*). Это обстоятельство следует принимать во внимание при градиентном анализе связей растительности со средой, при экологической оценке разниц проективного покрытия видов и т. п.

Следует также иметь в виду, что принятые нами «ошибки» найдены при усреднении данных проективного учета на мелких площадках. Если же проективное покрытие оценивается в целом на больших пробных площадях, то ошибки оказываются в 2—3 раза больше и при этом значительно должны возрасти пороги чувствительности видов. По-видимому, если учитывать признаки, поддающиеся точному учету, например вес растений, обнаруживаемая чувствительность видов может оказаться существенно большей, а порог чувствительности — меньшим.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 00-0449-411 и программы «Университеты России» № 992642.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Влияние сквозистости полога древостоя на характер напочвенного покрова в зеленомошно-лишайниковых сосняках // Экология. 1981. № 3. С. 39—45.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Агаркова В. Н. Влияние кислотности на характер травяно-кустарничкового покрова в еловом лесу // Экология. 1977. № 5. С. 38—44.

Карпов Д. Н. Градиентный анализ галофильных лугов пойм рек Башкирии // Анализ закономерностей растительного покрова речных пойм. Уфа, 1971. С. 55—60.

Миркин Б. М., Розенберг Г. С. Фитоценология. Принципы и методы. М., 1978. 211 с.

Самойлов Ю. И. Опыт количественного анализа соответствия мозаики растительности и среды на пойменных лугах // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 6. С. 805—821.

Тархова Т. Н., Ипатов В. С. Влияние освещенности и опада на развитие некоторых видов зеленых мхов // Экология. 1975. № 1. С. 34—41.

Weber E. Grundriss der biologischen Statistik. Jena, 1961. 380 s.

Санкт-Петербургский
государственный университет

Получено 4 V 2000

SUMMARY

Two indicators are offered to be included into ecological studies, reactivity of one species (the degree of character changes) and sensitivity (the amplitude of a given factor with which a species responses by a change of its characters). The examples of sensitivity to certain factors are cited for some species.

УДК 581.524.4 : 581.9.(09) : 581.9(571.1)

Бот. жур., 2001 г., т. 86, № 3

© М. Ю. Телятников

АКТИВНОСТЬ И ВИДОВОЕ БОГАТСТВО ШИРОТНЫХ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ГРУПП ВИДОВ (НА ПРИМЕРЕ КУСТАРНИЧКОВО-ЗЕЛЕНОМОШНЫХ ТУНДР ПОЛУОСТРОВА ЯМАЛ)

M. Y. TELYATNIKOV. THE ACTIVITY AND SPECIES RICHNESS IN LATITUDINAL GEOGRAPHICAL GROUPS OF SPECIES (WITH SPECIAL REFERENCE TO THE SMALL SHRUB-MOSS TUNDRA OF YAMAL PENINSULA)

Проведен анализ широтных географических элементов ценофлоры кустарничково-зеленомошных тундр п-ова Ямал. Применены показатели активности и видового богатства в их коррелятивной зависимости. Выявлена зависимость этих показателей от продолжительности периодов потеплений и похолоданий в голоцене, плейстоцене. Предполагается, что активность широтных географических групп видов является показателем современного состояния анализируемой ценофлоры, а видовое богатство широтных географических групп — показателем состояния ценофлоры прошлых эпох (плейстоцен, голоцен).

Ключевые слова: активность, ценофлора, географические группы, видовое богатство, тундра, Арктика.

Традиционно показатель активности видов применяется при анализе локальных и конкретных флор, а также ценофлор для выявления ядра активных видов. В данной статье сделана попытка нетрадиционного анализа ценофлор, когда для анализа наряду с активностью привлекается показатель видового богатства.

Цель работы — выявление закономерностей формирования ценофлоры зеленомошных тундр п-ова Ямал за относительно большой отрезок времени (плейстоцен, голоцен) с использованием оригинальных методических подходов. Суть их сводится к рассмотрению показателей активности и видового богатства широтных географических групп ценофлоры как свидетельств разных временны́х срезов: показатели активности широтных географических групп видов говорят о современном состоянии ценофлоры, показатели видового богатства широтных географических групп — о ее прошлом.

Материал и методика

Для анализа использовались геоботанические описания зеленомошных тундр, сделанные в различных пунктах подзоны южных тундр (60 описаний) — район оз. Юнто, нижнее течение р. Халаталбей, район возвышенности Большой Сопкей, среднее течение р. Хадыта-Яха, нижнее течение р. Яда-Яходыяха; подзоны типичных тундр (89 описаний) — среднее течение р. Себа-Яха, оз. Седаты-Томбойто, среднее течение р. Се-Яха (Мутная), оз. Неталто и оз. Нейто, и подзоны арктических тундр (23 описания) — район пос. Харасавэй. В ценофлорах выделялись группы широтных географических элементов — арктическая, арктоальпийская, метаарктическая, гипоарктическая, гипоарктоальпийская, гипоаркто-монтанная, арктобореальная, арктобореально-монтанная, бореальная (Арктическая..., 1960—1987). При этом учитывались показатели количества видов (видовое богатство), их покрытия и встречаемости. Активность (R) конкретной географической группы в ценофлоре рассчитывалась по формуле, предложенной Л. И. Малышевым (1973):

$$R = \sqrt{A \cdot B}/N,$$

где A — сумма (не объединение) покрытий видов конкретной географической группы всего массива описаний конкретной подзоны (%), B — встречаемости видов конкретной подзоны, N — количество описаний.

Для выявления зависимости активности видов от их количества задавались классовые интервалы географическим элементам как по видовому богатству, так и по активности видов. Классовый интервал (C) вычислялся по формуле (Зайцев, 1990)

$$C = (X_n - X_1)/k,$$

где X_n — максимальное значение активности или числа видов, X_1 — минимальное значение, k — количество выделенных широтных географических групп.

Далее классы ранжировали в порядке убывания показателей активности и числа видов. Сравнивая классы количества видов и активности (вычитая одно из другого) одной и той же географической группы, выяснилось, насколько они совпали. Конкретные расчеты классовых интервалов для зеленомошных тундр по подзонам приведены в табл. 1.

Результаты и их обсуждение

Сообщества ценофлоры зеленомошных тундр распространены по всей территории п-ова Ямал. Они занимают плоские и полого выпуклые участки водоразделов и их склонов, приурочены к глинистым и суглинистым субстратам, с ухудшенным дреиажем. В сообществах преобладают мхи с проективным покрытием до 70—100%: *Hylocomium alascanum*,[1] *Tomentypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum*, *Ptilidium ciliare*, *Dicranum elongatum*, *Polytrichum strictum* и др. Сосудистые растения имеют проективное покрытие 5—40%: *Carex arctisibirica*, *Vaccinium minus*, *V. uliginosum*, *Eriophorum vaginatum*, *Arctagrostis latifolia*, *Pedicularis lapponica* и др. Среди лишайников (покрытие около 5—10%) преобладают *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *Cetraria laevigata*, *Peltigera rufescens*, *Ochrolechia frigida*. Общее количество видов ценофлоры колеблется от 102 в южных тундрах до 44 в арктических тундрах.

По одному разу были встречены в южных тундрах: *Lycopodium dubium* (ГА, Ц) — балл покрытия 2, *Tofieldia coccinea* (АА, АЗ—А) — 1, *Eritrichium villosum* (АА, С) — 1, *Equisetum variegatum* (ГА, Ц) — 2, *Trisetum sibiricum* (ГА, С) — 2, *Thalictrum minus* (Б, ЕАЗ) — 2, *Duschekia fruticosa* (АБ, ЕАЗ-ЗА) — 4, *Trientalis europaea* (Б, ЕАЗ-ЗА) — 2, *Veronica longifolia* (Б, ЕАЗ) — 2, *Juncus biglumis* (ГА, Ц) — 2, *Carex*

---

[1] Названия видов сосудистых растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1995), мхов — по работе М. С. Игнатова, О. М. Афониной (1992).

ТАБЛИЦА 1

Классовые интервалы широтных групп по показателям активности и видовому богатству

Подзоны	Активность		Видовое богатство	
	Классовый интервал	Класс	Классовый интервал	Класс
Южные тундры	0.12—3.12	8	1.00—4.25	8
	3.13—5.44	7	4.26—7.50	7
	5.45—7.76	6	7.51—10.75	6
	7.77—10.08	5	10.76—14.00	5
	10.09—12.40	4	14.01—17.25	4
	12.41—14.72	3	17.26—20.50	3
	14.73—17.04	2	20.51—23.75	2
	17.05—19.40	1	23.76—27.00	1
Типичные тундры	0.21—2.31	8	1.00—4.25	8
	2.32—4.41	7	4.26—7.50	7
	4.42—6.51	6	7.51—10.75	6
	6.52—8.61	5	10.76—14.00	5
	8.62—10.71	4	14.01—17.25	4
	10.72—12.81	3	17.26—20.50	3
	12.82—14.91	2	20.51—23.75	2
	14.92—17.05	1	23.76—27.00	1
Арктические тундры	0.65—1.95	7	2.00—3.57	7
	1.96—3.25	6	3.58—5.14	6
	3.26—4.55	5	5.15—6.71	5
	4.56—5.85	4	6.72—8.28	4
	5.86—7.15	3	8.29—9.85	3
	7.16—8.45	2	9.86—11.42	2
	8.46—9.75	1	11.43—13.00	1

aquatilis (Б, Ц) — 2, *Pleurospermum uralense* (Б, С) — 2, *Comastoma tenellum* (АА, Ц) — 2, *Sanguisorba officinalis* (АБ, ЕАЗ-ЗА) — 2, *Eriophorum brachyantherum* (ГА, ЕАЗ-А) — 2, *Dryas punctata* (АА, ЕАЗ) — 4; в типичных тундрах: *Caltha palustris* (Б, ЕАЗ) — 1, *Androsace septentrionalis* (Б, Ц) — 1, *Trisetum molle* (АБ, СА) — 2, *Paludella squarrosa* — 4, *Campanula rotundifolia* (А, АМФИ) — 1, *Alopecurus alpestris* (АБ, С) — 3, *Luzula multiflora* (Б, Ц) — 2, *Astragalus subpolaris* (А, Ц) — 3, *Bromopsis pumpelliana* (АБ, СА) — 3; в арктических тундрах: *Ranunculus pygmaeus* (АА, Ц) — 1, *Dupontia psilosantha* (А, Ц) — 1, *Minuartia rubella* (МА, Ц) — 1, *Chrysosplenium tetrandrum* (АА, Ц) — 1. (Пояснения к сокращениям см. табл. 2, 3).

Рассмотрим географические группы зеленомошных тундр п-ова Ямал в каждой растительной подзоне по показателям активности и видовому богатству. В качестве сравниваемой величины используем классы, представляющие собой места в порядке убывания показателей активности и видового богатства. Разность классов активности и видового богатства конкретной широтной группы показывает, какой из этих показателей превалирует.

Возможны 3 варианта соотношений активности и видового богатства конкретной широтной группы: 1) класс активности выше класса видового богатства (разность между ними положительная), 2) класс активности меньше класса видового богатства (разность отрицательная), 3) классы обоих показателей одинаковы (разность равна нулю). На наш взгляд, это соотношение показателей имеет большой биологический смысл и позволяет на основании современного состава ценофлор с определенной долей вероятности говорить о их прошлом.

Для подзоны южных тундр Ямала в ценофлоре кустарничково-зеленомошных тундр в 1-й класс по видовому богатству и активности входят гипоарктические виды,

ТАБЛИЦА 2

Показатели видового богатства и активности широтных географических групп ценофлоры кустарничково-зеленомошных тундр п-ова Ямал по подзонам

Подзоны	Показатель	Широтная группа								
		А	АА	АБ	АБМ	МА	ГА	ГАА	ГАМ	Б
Южные	Сумма покрытий видов, %	87	407	381		958	4646	3065	13	1739
	Число встреченных видов	27	92	93		56	293	89	4	128
	Видовое богатство	6	19	14		4	27	6	1	25
	Активность	0.8	3.2	3.4		3.9	19.4	8.7	0.12	7.9
	Класс видового богатства	7	3	5		7	1	7	8	2
	Класс активности	8	7	7		7	1	5	8	6
	Разность	−1	−4	−2		0	0	+2	0	−4
Типичные	Сумма покрытий видов, %	202.5	674	790	40	1763	5619	4424		331.5
	Число встреченных видов	88	112	104	9	107	410	119		55
	Видовое богатство	11	17	13	1	6	27	2		10
	Активность	1.50	3.09	3.20	0.21	4.88	17.05	8.15		1.52
	Класс видового богатства	5	4	5	8	7	1	8		6
	Класс активности	8	7	7	8	6	1	5		8
	Разность	−3	−3	−2	0	+1	0	+3		−2
Арктические	Сумма покрытий видов, %	528	253.5	624		1166	508	16		47
	Число встреченных видов	48	99	30		44	52	14		19
	Видовое богатство	7	13	4		5	9	2		3
	Активность	7.3	6.9	5.9		9.8	7.1	0.65		1.3
	Класс видового богатства	4	1	6		6	3	7		7
	Класс активности	2	3	3		1	2	7		7
	Разность	+2	−2	+3		+5	+1	0		0

Примечание к табл. 2, 3. А — арктические виды, АА — арктоальпийские, АБ — арктобореальные, АБМ — арктобореально-монтанные, МА — метаарктические, ГА — гипоарктические, ГАА — гипоарктоальпийские, ГАМ — гипоаркто-монтанные, Б — бореальные виды.

из которых активны *Vaccinium uliginosum*, *Salix glauca*, *Eriophorum vaginatum*, *Calamagrostis lapponica*, *Equisetum arvense*, *Ledum decumbens*. Разность между классом числа видов и классом активности равно нулю (табл. 1, 2). В этой группе наблюдаются высокие показатели видового богатства и активности. Сбалансированность показателей данной широтной группы, а также их высокий ранг говорят о достаточно долгом существовании видов данной широтной географической группы ценофлоры в относительно стабильных и благоприятных условиях климата. В 1-й класс по видовому богатству и в 5-й класс по активности входят бореальные виды *Rosa acicularis*, *Andromeda polifolia*, *Calamagrostis neglecta*, *Rubus arcticus*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Carex globularis*, *Larix sibirica*. Разность между классами равна –4. В этой и в следующей группах наблюдается относительно высокий показатель видового богатства и невысокий — активности. По-видимому, это связано с неблагоприятными современными условиями существования видов данных групп и благоприятными — в недавнем прошлом. В 3-й класс по видовому богатству входит арктоальпийская группа, по активности же — в 7-й класс (разность составляет –4). Наиболее активными видами являются *Arctagrostis latifolia*, *Salix reticulata*, *Bistorta vivipara*, *Lagotis glauca* (табл. 3). Арктобореальная и арктическая группы входят в 5-й и 7-й классы, ранг активности видов составляет 7-й и 8-й классы соответственно, а разности равны –2 и –1. В арктической группе наиболее активны *Ranunculus hyperboreus*, *Poa arctica*, *Alopecurus alpinus*, в арктобореальной — *Carex vaginata*, *Parnassia palustris*. В этих группах отмечается небольшое число видов с невысоким показателем активности. Условия существования видов данной широтной группы ценофлоры всегда были неблагоприятными. В 7-й и 8-й классы входят гипоарктоальпийские и метаарктические виды, класс активности которых 5-й и 7-й соответственно, а разность равна +2 и +1. Они представлены в основном особо активными и активными видами, такими как *Betula nana*, *Pinguicula villosa*, *Rubus chamaemorus*, *Carex arctisibirica*.

Таким образом, для анализируемой ценофлоры в подзоне южных тундр наибольшую роль играют гипоарктические и бореальные группы видов. Роль остальных групп сильно снижена как по участию видов, так и по их активиости. В то же время анализ рангов количества видов и их активности в группах показал, что превышение ранга видового богатства над рангом активности проявилось сразу у арктической, арктоальпийской, арктобореальной и бореальной групп. И наоборот, превышение ранга активности над рангом числа видов проявилось только у гипоарктоальпийской группы.

При благоприятных условиях климата для определенной географической группы видов в первую очередь возрастает ее активность за счет освоения новых экологических ниш и увеличения проективного покрытия. А уже во вторую очередь, через продолжительный период времени, увеличивается число видов. Поэтому, когда наблюдается высокая активность видов на фоне их малого числа, мы склонны считать виды данной географической группы внедряющимися в сообщества. В нашем примере это метаарктическая и гипоарктоальпийская группы (рис. 1). Когда условия климата становятся неблагоприятными для какой-то географической группы видов, то в первую очередь происходит снижение активности видов данной группы, а уж потом, также через продолжительный период времени, уменьшается видовое разнообразие анализируемых групп. В ценофлоре это арктическая, арктоальпийская, арктобореальная и бореальная группы (рис. 1). При постоянно благоприятных условиях климата в течение продолжительного периода времени наряду с высокой активностью видов происходит увеличение их числа за счет притока из других регионов (гипоарктическая группа видов).

Для подзоны типичных тундр Ямала, так же как и для подзоны южных тундр, в ценофлоре кустарничково-зеленомошных тундр в 1-й класс по количеству и в 1-й класс по активности входят гипоарктические виды (табл. 2, 3), из которых наиболее активны *Equisetum arvense*, *Vaccinium uliginosum*, *Calamagrostis lapponica*, *Eriophorum vaginatum*, *Vaccinium minus*, *Salix glauca*, *Pedicularis interioroides*, *Stellaria peduncularis*, *Polemonium acutiflorum*, *Valeriana capitata*, *Salix lanata*, *Calamagrostis holmii*. Разность между классами числа видов и активности равна нулю. Из этого следует, что в анализируемой группе наблюдаются высокие показатели как видового богатства, так и активности. 4-й класс по видовому богатству занимает арктоальпийская группа, класс активности — 7-й. В этой группе преобладают *Arctagrostis latifolia*, *Bistorta vivipara*, *Luzula confusa*, *Hierochloë alpina*. Разность между классами равна –4. Для этой и трех последующих групп относительно большое число видов проявляет невысокую активность. В 5-й класс по видовому богатству и в 7-й по активности входит арктобореальная группа. Активны *Eriophorum polystachyon*, *Petasites frigidus*, *Pedicularis lapponica*. Разность между классами равна –2. Также 5-й класс по количеству видов занимают арктические виды, класс их активности — 8-й (табл. 2). В группе активны *Salix arctica*, *Poa arctica*, *Alopecurus alpinus*, *Luzula wahlenbergii*. Разность между классами равна –3. В 6-й класс по видовому богатству входит бореальная группа, по активности — в 8-й. В ней активны *Rubus arcticus*, *Calamagrostis neglecta*, *Salix phylicifolia*. Разность составляет –2. В 7-й и 8-й классы

ТАБЛИЦА 3

Флористический состав ценофлоры зеленомошных тундр п-ова Ямал по подзонам (с указанием покрытия и встречаемости, а также ареалов)

Вид	Тундры			Географическая группа видов	
	южные	типичные	арктические	широтиая	долготная
Сосудистые растения					
Larix sibirica	23/4			Б	С
Picea obovata	3/5			Б	ЕАЗ
Salix myrsinifolia	3/4			Б	Е-ЗС
Vaccinium minus	63/3	84/3	4/3	ГА	Ц
Salix pulchra	22/3	7/2	13/2	ГА	С-ЗА
S. glauca	37/3	62/3	17/3	ГА	Ц
S. polaris	3/3	34/3	100/4	МА	ЕАЗ-ЗА
Dryas octopetala	5/3	11/3	13/1	АА	ЕАЗ-ЗА
Betula nana	93/4	84/4		ГАА	АМФИ
Vaccinium uliginosum	48/4	19/3		ГА	Ц
Ledum decumbens	45/3	9/3		ГА	ВЕ-С-А
Empetrum subholarcticum	42/3	7/2		ГА	ЕАЗ-ЗА
Salix hastata	23/3	2/1		АБ	ЕАЗ-ЗА
S. arctica	10/3	9/2		А	Ц
S. lanata	10/2	49/3		ГА	Е-С
S. phylicifolia	17/3	18/2		Б	Е-ЗС
S. nummularia	2/4	8/3		АА	ЕАЗ
Andromeda polifolia	25/2			Б	Ц
Salix myrtilloides	18/3			Б	ЕАЗ
Rosa acicularis	8/2			Б	Ц
Oxycoccus microcarpus	3/2			Б	Ц
Salix reptans		3/4		ГА	Ц
Carex arctisibirica	67/3	62/3	48/3	МА	ВЕ-С
Festuca ovina	40/3	15/3	9/2	Б	ЕАЗ
Petasites frigidus	38/2	16/2	22/2	АБ	ЕАЗ-ЗА
Ranunculus hyperboreus	5/2	2/2	4/1	А	Ц
Rubus chamaemorus	42/3	49/3	4/2	ГАА	Ц
Equisetum arvense	22/4	28/2	9/5	ГА	Ц
Carex concolor	5/2	10/3	9/4	А	Ц
Poa arctica	15/1	35/2	91/3	А	Ц
Bistorta vivipara	20/2	34/2	78/2	АА	Ц
Tephroseris atropurpurea	2/1	28/1	70/1	АА	АЗ
Luzula confusa	2/2	17/1	70/1	АА	Ц
Stellaria peduncularis	47/1	42/1	65/1	ГА	ВЕ-С
Rubus arcticus	12/3	7/3	65/2	Б	Ц
Alopecurus alpinus	8/2	15/2	61/3	А	Ц
Valeriana capitata	25/2	43/2	57/2	ГА	ВЕ-С-ЗА
Calamagrostis holmii	7/3	34/2	57/3	ГА	С-ЗА
Eriophorum polystachyon	7/4	46/3	52/4	АБ	Ц
Arctagrostis latifolia	32/2	34/2	48/2	АА	Ц
Ranunculus propinquus	2/1	9/2	39/2	АБ	ЕАЗ
Saxifraga hieracifolia	3/2	1/1	39/1	АА	Ц
Polemonium acutiflorum	5/3	15/1	35/1	ГА	ЕАЗ-ЗА
Pedicularis interioroides	8/1	6/1	13/1	ГА	Ц
Eriophorum vaginatum	50/4	26/4		ГА	Ц
Calamagrostis lapponica	20/3	16/3		ГА	Ц

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Вид	Тундры			Географическая группа видов	
	южные	типичные	арктические	широтная	долготная
Pedicularis labradorica	25/1	3/1		АБ	С-А
Poa alpigena	18/2	6/2		АА	Ц
Hedysarum arcticum	17/2	1/4		МА	С
Lagotis glauca	10/1	3/1		АА	С-ЗА
Arctous alpina	10/2	1/4		ГА	Ц
Veratrum lobelianum	5/2	1/1		Б	ЕАЗ
Tanacetum bipinnatum	5/2	5/2		ГА	ВЕ-С-ЗА
Luzula frigida	3/1	1/2		ГА	Е-ЗС
Pedicularis oederi	3/1	2/1		АА	ЕАЗ-ЗА
Calamagrostis neglecta	13/2	16/2		Б	Ц
Carex rariflora	10/3	17/2		МА	Ц
Luzula wahlenbergii	5/1	19/1		А	Ц
Hierochloë alpina	3/2	7/1		АА	Ц
Carex vaginata	8/2	2/2		АБ	Ц
C. rotundata	3/3	5/2		ГА	ЕАЗ-А
Myosotis asiatica	2/1	5/2		АА	ЕАЗ-А
Pedicularis hirsuta	2/1	3/1		МА	ЕАЗ
Carex lachenalii	2/1	2/3		АА	Ц
Cerastium arvense	2/2	2/2		АБ	ЕАЗ
Pachypleurum alpinum	2/2	1/1		АА	ЕАЗ
Comarum palustre	2/2	1/1		АБ	Ц
Eriophorum scheuchzeri	2/2	1/2		АА	Ц
Adoxa moschatellina	2/1	1/3		Б	Ц
Saussurea alpina	40/2			АА	ЕАЗ
Bistorta major	35/2			АБ	Е-С
Calamagrostis langsdorffii	15/4			Б	Ц
Carex globularis	8/3			Б	ЕАЗ
Pinguicula villosa	8/2			ГАА	Ц
Saxifraga hirculus	8/1			ГА	Ц
Salix reticulata	7/4			ГАА	Ц
Pyrola minor	7/2			Б	Ц
Galium densiflorum	7/2			ГА-М	ВЕ-АЗ
Parnassia palustris	7/2			АБ	Ц
Calamagrostis purpurea	5/4			Б	ЕАЗ
Carex capillaris	5/1			АБ	Ц
C. redowskiana	5/2			ГА	С
Luzula parviflora	5/2			ГАА	ЕАЗ
Festuca rubra	5/2		4/1	Б	Ц
Equisetum pratense	3/2			Б	Ц
E. scirpoides	3/3			ГА	Ц
Astragalus frigidus	3/2			ГАА	ЕАЗ
Cardamine pratensis	3/1			АБ	Ц
Dianthus repens	3/1	1/3		ГА	ВЕ-С-ЗА
Ranunculus lapponicus		7/2		АБ	Ц
Rumex arcticus		5/1		МА	ВЕ-С-ЗА
Arnica iljinii		3/3		ГА	ВЕ-С
Antennaria lanata		3/1		АА	ЕАЗ
Dupontia fischeri		2/2		А	Ц
Luzula nivalis		2/2		А	Ц
Pyrola grandiflora		2/2		А	Ц

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Вид	Тундры			Географическая группа видов	
	южные	типичные	арктические	широтная	долготная
Draba hirta		2/2		ГА	Ц
Rumex lapponicus		2/2		ГА	ЕАЗ-ЗА
Pedicularis lapponica		27/2		ГА	Ц
Pyrola rotundifolia		10/2		АБМ	Ц
Tephroseris palustris		8/1		ГА	ВЕ-С-А
Saxifraga cernua		1/2	57/2	АА	Ц
Eriophorum russeolum		7/2	17/2	ГА	Ц
Cardamine bellidifolia		2/1	4/1	АА	Ц
Trisetum spicatum		1/2	4/2	АА	Ц
Saxifraga foliolosa			48/1	АА	Ц
Deschampsia glauca			26/2	МА	Ц
Phippsia concinna			17/1	А	ЕАЗ
Artemisia tilesii			13/3	МА	С-ЗА
Cochlearia arctica			9/1	А	Ц
Stellaria crassifolia			9/1	АБ	Ц
Мхи					
Aulacomnium turgidum	55/4	16/4	40/4		
Sphagnum sp.	55/5	30/4	4/4		
Aulacomnium palustre	17/5	2/4	7/5		
Hylocomium splendens	32/5	11/5	60/5		
Polytrichum strictum	40/4	2/5			
Rhytidium rugosum	8/5				
Ptilidium ciliare	3/5	5/4			
Racomitrium lanuginosum	7/3	2/3			
Dicranum elongatum		2/5	10/4		
Oncophorus wahlenbergii		2/4			
Tomentypnum nitens		2/4			
Sphagnum squarrosum		2/5			
Pleurozium schreberi	3/5				

Примечание. Перед косой чертой приведена средняя встречаемость вида, %; за косой чертой — среднее покрытие, балл: 1 — <1—1 %, 2 — 2—3, 3 — 4—15, 4 — 16—40, 5 — 41—100 %. Долготные группы: АЗ — азиатские, АЗ-А — азиатско-американские, АМФИ — амфиатлантические, ВЕ-С — восточноевропейско-сибирские, ВЕ-С-АЗ — восточноевропейско-сибирско-азиатские, ВЕ-С-ЗА — восточноевропейско-сибирско-западноамериканские, ЕАЗ — евразиатские, ЕАЗ-ЗА — евразиатско-западноамериканские, Е-ЗС — европейско-западносибирские, Е-С — европейско-сибирские, С — сибирские, С-А — сибирско-американские, С-АЗ — сибирско-азиатские, С-ЗА — сибирско-западноамериканские, Ц — циркумполярные виды.

по количеству видов входят метаарктическая и гипоарктоальпийская группы видов. Как и в подзоне южных тундр, активность этих групп повышена до 6-го и 5-го классов соответственно за счет особо активных *Carex arctisibirica* и *Betula nana*. Разность между классами равна +1 и +3.

Таким образом, наибольшую роль для анализируемой ценофлоры в подзоне типичных тундр играют в основном виды гипоарктической группы. Значение остальных географических групп намного меньше как по видовому богатству, так и по их активности (рис. 2). Сопоставление рангов видового богатства и активности в группах показало сходные результаты, полученные нами для подзоны южных тундр: низкая активность на фоне большого числа видов наблюдается у арктической, арктоальпийской, арктобореальной и бореальной групп. Это свидетельствует об их вытеснении из ценофлоры. Высокая активность на фоне малого количества видов в группах

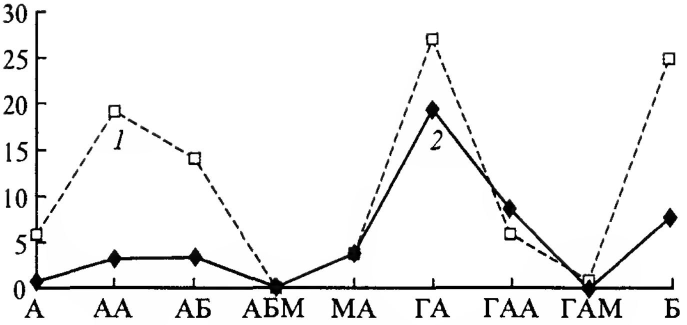


Рис. 1. Изменение видового богатства и активности широтных географических групп ценофлоры кустарничково-зеленомошных тундр п-ова Ямал (подзона южных тундр).

1 — активность широтных географических групп, *2* — видовое богатство широтных географических групп. По оси абсцисс — широтные группы (см. табл. 2), по оси ординат — значения показателей активности (%) и видового богатства (число видов).

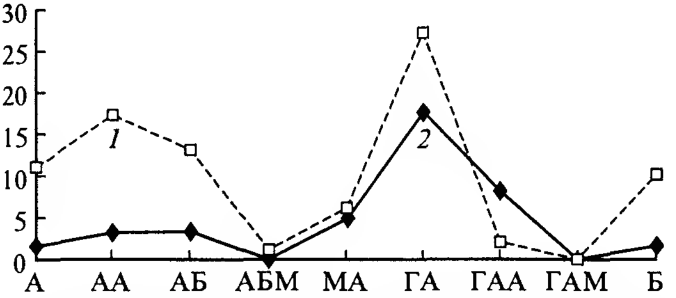


Рис. 2. Изменение видового богатства и активности широтных географических групп ценофлоры кустарничково-зеленомошных тундр п-ова Ямал (подзона типичных тундр).

Обозначения те же, что и на рис. 1.

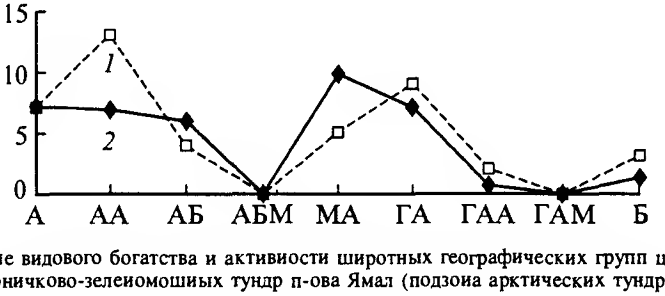


Рис. 3. Изменение видового богатства и активности широтных географических групп ценофлоры кустарничково-зеленомошных тундр п-ова Ямал (подзона арктических тундр).

Обозначения те же, что и на рис. 1.

наблюдается у метаарктических и гипоарктоальпийских видов, что указывает на их внедрение в данную ценофлору (рис. 2).

Большие несоответствия рангов количества видов и их активности проявляются для анализируемой ценофлоры в подзонах южных и типичных тундр. Превышение ранга числа видов над рангом активности обнаружилось у арктической, арктоальпийской, арктобореальной и бореальной групп, что, на наш взгляд, связано с нестабильными геоклиматическими условиями в ближайшем прошлом (поздний голоцен) для арктобореальной группы видов, и относительно давнем прошлом (зырянское оледенение—поздний плейстоцен) для арктической и арктоальпийской групп. Превышение ранга активности по сравнению с рангом видового богатства проявилось у метаарктической и гипоарктоальпийской групп. Это связано с их внедрением в сообщества анализируемой ценофлоры в недалеком прошлом и, следовательно, наступлением благоприятных геоклиматических условий для их процветания вплоть до настоящего времени. Геоклиматические изменения, произошедшие за все время существования растительности исследуемой территории, по-видимому, мало повлияли на господство и процветание гипоарктической группы видов, в которой ранг количества видов и ранг активности наивысшие.

Для подзоны арктических тундр Ямала в ценофлоре кустарничково-зеленомошных тундр арктоальпийская группа видов по видовому богатству входит в 1-й класс, по активности — в 3-й (табл. 1, 2). В ней активны *Saxifraga cernua*, *S. foliolosa*, *S. hieracifolia*, *Bistorta vivipara*, *Arctagrostis latifolia*, *Luzula confusa*. Разность между классами равна –2, следовательно, показатель видового богатства превышает показатель активности. В 3-й класс по обоим показателям входит гипоарктическая группа. В ней активны *Calamagrostis holmii*, *Eriophorum russeolum*, *Salix reptans*. Разность соответственно равна 0. В следующих двух группах — арктической и метаарктической — показатель активности превышает показатель видового богатства. Так, в 4-й и 6-й классы по количеству видов входят арктические (с классом активности — 2) и метаарктические виды (с 1 классом активности). Разность между классами равна +2 и +5 соответственно. В арктической группе активны *Ranunculus hyperboreus*, *Poa arctica*, *Alopecurus alpinus*. Метаарктическая группа представлена *Deschampsia glauca*, *Salix polaris*, *Carex arctisibirica*. Бореальная и гипоарктоальпийская группы широтных элементов как по видовому богатству в группе, так и по активности занимают 7-й класс, а разность между ними соответственно равна 0 (табл. 2). Показатель видового богатства, как и показатель активности, имеет низкое значение.

В подзоне арктических тундр в анализируемой ценофлоре наибольшую роль играют арктоальпийская, арктическая и гипоарктическая географические группы видов (рис. 3). Для этой подзоны наблюдается гораздо меньшее несоответствие рангов количества видов и активности с сохранением основных тенденций, проявившихся в подзоне южных и типичных тундр. С меньшей интенсивностью вытесняются арктоальпийские виды, разница — всего один класс. Происходит внедрение в сообщества арктических, арктобореальных и метаарктических видов, но прекратилось внедрение гипоарктоальпийских видов (за счет исчезновения в подзоне особо активного вида *Betula nana*). Гипоарктические виды начинают вытесняться из ценофлоры. Во всех остальных группах ранги видового богатства и активности совпадают. На наш взгляд, это связано с тем, что в последний период потепления (атлантическое время), когда происходило смещение растительных подзон далеко на север, здесь эти смещения получили наименьшее проявление, в особенности для тех географических групп, в которых ранги совпадают.

В относительно давнем прошлом Ямала арктоальпийские виды в ценофлоре зеленомошных тундр играли большую роль, проявляя большую активность. Гипоарктические виды с самого начала становления моховых тундр Ямала и по настоящее время играют определяющую роль. Бореальные виды для подзоны южных тундр менее активны в настоящее время, чем в недавнем прошлом (возможно, в климатический оптимум раннего голоцена). Рассматривая историю палеоклиматов Западной Сибири (Левковская, 1977; Макеев, 1977; Лазуков, 1989), можно предположить, что пик активности арктоальпийских, арктических и метаарктических видов приходился на времена зырянского оледенения, когда произошло понижение уровня океана (на 150 м по сравнению с современным) и обнажился морской шельф (Архипов, 1971), включавший и территорию п-ова Ямал, по которому проходила миграция этих видов с северо-востока Азии на запад.

Выводы

Применение оригинальных методических подходов при анализе ценофлоры зеленомошных тундр п-ова Ямал позволило нам сделать следующие выводы.

1. Совпадение ранга активности географических элементов ценофлоры и ранга видового богатства этих же элементов этой же ценофлоры говорит о достаточно долгом существовании видов данной широтной группы ценофлоры в относительно стабильных условиях климата (благоприятных, индифферентных, неблагоприятных). Так, в подзонах южных и типичных тундр п-ова Ямал наиболее представительна и активна гипоарктическая циркумполярная группа видов, в подзоне арктических тундр — арктоальпийская циркумполярная группа.

2. Если ранговый показатель активности широтных географических элементов ценофлоры превышает ранговый показатель видового богатства географических элементов этой же ценофлоры, то это свидетельствует о недавнем внедрении этих элементов в данную ценофлору и наступлении благоприятных условий климата для данной группы видов в ближайшем прошлом. Так, в южных и типичных тундрах Ямала наиболее активны маловидовые группы — амфиатлантическая гипоарктоальпийская и метаарктическая восточноевропейско-сибирская. В подзоне арктических тундр активны маловидовые группы арктобореальных циркумполярных и метаарктических евразиатско-западноамериканских видов.

3. Когда ранговый показатель видового богатства широтных элементов ценофлоры превышает ранговый показатель активности видов этой же географической группы этой же ценофлоры, это говорит о вытеснении видов данной группы из ценофлоры и наступлении для нее неблагоприятных условий климата в ближайшем прошлом. В подзоне южных тундр отмечается большое число малоактивных бореальных циркумполярных и арктоальпийских циркумполярных видов с невысокой активностью, в подзоне типичных тундр — арктических циркумполярных и арктоальпийских циркумполярных видов; в подзоне арктических тундр — арктическая циркумполярная и гипоарктическая циркумполярная группы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арктическая флора СССР. Л., 1960—1987. Т. 1—10.

Архипов С. А. Четвертичный период в Западной Сибири. Новосибирск, 1971. 332 с.

Зайцев Г. Н. Математика в экспериментальной ботанике. М., 1990. 296 с.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1 (1-2). 85 с.

Лазуков Г. И. Плейстоцен территории СССР. М., 1989. 319 с.

Левковская Г. М. История голоценового облесения Арктики в свете радиоуглеродных дат // Итоги биостратиграфических, литологических и физических исследований плиоцена и плейстоцена Волго-Уральской области. Уфа, 1977. С. 15—36.

Макеев В. М. Геологическое строение и палеогеография // Ямало-Гыданская область. Л., 1977. С. 51—84.

Малышев Л. И. Флористическое районирование на основе количественных признаков // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 11. С. 1581—1588.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
Новосибирск
e-mail: root@botgard.nsk.su

Получено 18 XII 1998

SUMMARY

Latitudinal geographical species groups in the coenoflora of the Yamal peninsula small shrub-moss tundra were analysed. The activity and species richness in their correlative dependence were used as indicators. The dependence of these indicators on the duration of periods of warming and cooling in Holocene has been revealed. It is proposed that the activity of latitudinal geographical species groups is an indicator of the analysed coenoflora current state, and their species richness is the indicator of the coenoflora state of past eras (Pleistocene and Holocene).

УДК 581.526.33

Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 3

© И. В. Благовещенский

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ БОЛОТ ЗАКАЗНИКА «СУРСКИЙ» (УЛЬЯНОВСКАЯ ОБЛАСТЬ)

I. V. BLAGOVESHTCHENSKY. SWAMP VEGETATION IN «SURSKY» RESERVE (ULYANOVSK REGION)

В районе заказника «Сурский» средняя заболоченность значительно выше, чем в целом по Ульяновскому Предволжью. Болотные котловины имеют эоловое происхождение и приурочены к поверхности среднеплейстоценовых террас рек Суры и Барыша. Растительность имеет олиготрофные и олигомезотрофные черты и представлена сосново-березово-пушицево-сфагновыми сообществами. Наиболее ценные в научном и практическом отношении болота рекомендованы к охране.

Ключевые слова: болота, растительность, Ульяновская обл.

Заказник «Сурский» площадью 22 200 га расположен в Сурском р-не Ульяновской обл. на территории Лавинского и Кувайского лесничеств (см. рисунок). Это единственное место в Ульяновской обл., где распространены еловые леса. Данная работа посвящена болотам лавинской части заказника (9791 га), поскольку в кувайской части их практически нет и природные условия здесь иные.

Изучаемая территория расположена в междуречье Суры и Барыша, где повсеместно распространены аллювиальные отложения, приуроченные к надпойменным террасам. Для правобережной части р. Суры в этом месте можно выделить 3 надпойменные террасы: 2 низкие суглинистые позднеплейстоценовые и 1 высокую песчаную среднеплейстоценовую (Дедков, 1970). В нижнем течении р. Барыш отмечена среднеплейстоценовая терраса (Дедков, 1970). На изучаемой территории среднеплейстоценовые террасы рек Суры и Барыша сливаются. Их абсолютная высота 100—110 м. В перигляциальных условиях днепровского оледенения на поверхности среднеплейстоценовых террас повсеместно началось формирование эоловых форм рельефа. Последний представлен бугристыми всхолмлениями 5—7 м выс. Дюны утратили свои первоначальные морфологические черты благодаря неоднократному перевеванию и сглаживанию рельефа. В более позднее время эоловые процессы не наблюдались (Дедков, 1970). Это связано с формированием лесной растительности на поверхности террас. В голоцене здесь были наиболее распространены сосновые и сосново-березовые леса (Благовещенская, 1985). К сожалению, в настоящее время коренная растительность не имеет повсеместного распространения. Значительные площади заняты искусственными сосновыми насаждениями и вторичными березняками.

Болотная растительность сохранилась значительно лучше. Большинство болот приурочено к междюнным понижениям. Об эоловом происхождении болотных котловин свидетельствует их одинаковая ориентация с юго-запада на северо-восток. Заболоченность данной территории весьма высока — до 1 %, а в центральной части еще выше. Так, на исследованном участке заказника на площади 1137 га она составляет 18.42 % (это самый высокий показатель заболоченности для Ульяновского Предволжья, где средние показатели составляют около 0.25 %), здесь зарегистрировано 116 болот площадью от 0.1 до 50 га. Из них с площадью от 0.1 до 1 га отмечены 82 болота, они занимают 19.1 % от всей площади болот закартированного участка; от 1 до 5 га — 28 (25.7 %); от 5 до 10 га — 3 (9.9 %); более 10 га — 3 (45.3 %).

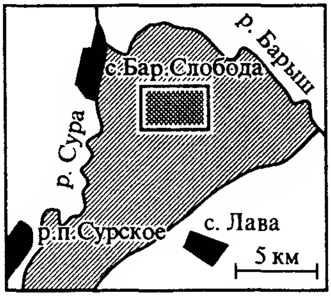


Схема расположения изученной территории (в рамке) в пределах заказника «Сурский». Масштабная линейка — 5 км.

Кислые почвы и слабоминерализованные грунтовые воды способствуют развитию олиготрофных и мезоолиготрофных сообществ на болотах. Начало образования наиболее крупных болот датируется второй половиной атлантического периода голоцена, о чем свидетельствует радиоуглеродная датировка болота Моховое-Долгое — 5730 ± 60 лет назад (Благовещенская, 1985). Мощность торфяных залежей таких болот составляет 2—3 м. Как правило, они относятся к переходному типу, топяному подтипу. Торфяные залежи сложены осоково-сфагновыми и сфагновыми переходными торфами. Более подробная информация о торфах приводится в работах Н. В. Благовещенской (1985), И. В. Благовещенского и Н. В. Благовещенской (1991).

Изучение растительности болот проводили в 1991—1995 гг. При этом через болота прокладывали геоботанические профили, вдоль которых закладывали учетные площадки (всего более 100), а также отмечали все изменения растительности при движении по профилю. Большинство учетных площадок были привязаны к теодолитным ходам, проложенным нами в окрестностях болот. В камеральных условиях теодолитные ходы накладывали на аэрофотоснимки. Точная привязка учетных площадок, с одной стороны, повышает надежность дешифрирования аэрофотоснимков, а с другой — позволяет провести повторное описание растительности через любой промежуток времени независимо от изменений, происходящих в ландшафте. На основании полевых материалов и данных аэрофотосъемки часть изучаемой территории была закартирована в масштабе 1 : 10 000. На 2 болотах для более детального изучения структуры древесно-пушицево-сфагновых сообществ было проведено картирование в масштабе 1 : 200.

При классификации болотных фитоценозов учитывали как признаки ярусного строения, набор доминантов, так и весь флористический состав сообществ. Данные о наиболее распространенных ассоциациях приведены в таблице. В тех случаях, когда это было возможно, выделенные нами иерархические единицы растительности сопоставляли с синтаксонами системы Браун-Бланке, приводимыми в работе М. С. Боч и В. А. Смагина (1993).

Коренная растительность болот изучаемой территории представлена главным образом древесно-сфагновыми и осоково-сфагновыми сообществами.

I. Ассоциация Betula pubescens[1] + Pinus sylvestris – Eriophorum vaginatum – Sphagnum fallax — одна из наиболее распространенных. Она соответствует ассоциации Sphagnetum Betuleto-pinosum Filatov et Jurev 13, выделенной Боч и Смагиным (1993) по методике Браун-Бланке, так как имеет практически все диагностические виды: *Pinus sylvestris*, *Betula pubescens*, *Eriophorum vaginatum*, *Chamaedaphne calyculata*, *Carex lasiocarpa*, *Sphagnum fallax*, *S. angustifolium*, *S. magellanicum*.

Морфология. Ассоциация имеет 2 эдификаторных яруса — древесный и моховой. Древесный ярус представлен *Betula pubescens* и *Pinus sylvestris*. Его сомкнутость составляет (0.1) 0.2—0.3 (0.6). В древостое преобладает береза пушистая (см. таблицу), ее высота 3 (5—7) 9 м, сомкнутость крон от 0.1 до 0.6, чаще же 0.2—0.3. Сосна представлена формой *uliginosa*. Ее участие в древостое в большинстве случаев заметно ниже, сомкнутость крон обычно не превышает 0.1, высота 2 (4—6) 9 м. Степень развития древесного яруса возрастает при приближении к краю болота: сомкнутость до 0.3—0.4, высота до 7—9 м. Вероятно, это связано с увеличением богатства питания. Моховой ярус обычно хорошо развит, его покрытие составляет от 40 до 60 %. Доминантом является *Sphagnum fallax*, нередко встречается *S. magellanicum*, но его покрытие не превышает 5 %. В виде примеси нередко присутствуют *S. fimbriatum*, *S. angustifolium*, *S. cuspidatum*.

Всего в сообществах этой ассоциации отмечено 14 видов сфагновых мхов. Среди них 2 редких для области вида — *S. papillosum* и *S. fuscum*, которые найдены вне учетных площадок и поэтому не попали в таблицу. Из бриевых мхов довольно часто, но в небольшом обилии встречаются *Aulacomnium palustre* и *Polytrichum alpestre*, реже отмечены *Polytrichum commune*, *Dicranum scoparium*.

---

[1] Латинские названия растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1981), В. М. Мельничук (1970) и Л. И. Савич-Любицкой, З. Н. Смирновой (1968).

Ассоциации сфагновых болот заказника «Сурский»

Ассоциация	I					II	III
	В целом	Субассоциации					
		1	2	3	4		
Число описаний	36	22	9	3	2	5	10
Деревья и кустарники							
Betula pubescens	0.2V	0.2V	0.17V	0.15V	0.35V	0.18V	+V
Pinus sylvestris	0.07V	0.06V	0.14V	+V	0.05V	0.04V	+V
Травы и кустарнички							
Calamagrostis canescens	1II	+I	5IV	– –	– –	1III	+II
Carex lasiocarpa	10V	7IV	20V	9V	+III	19V	17V
C. rostrata	2+	– –	– –	28V	– –	– –	– –
Chamaedaphne calyculata	11IV	17V	– –	2II	8V	+I	39V
Comarum palustre	+ч	– –	+I	– –	– –	+I	– –
Dryopteris cristata	– –	– –	– –	– –	– –	– –	+ +
Eriophorum vaginatum	51V	60V	35V	20V	70V	+I	48V
Ledum palustre	+I	1II	– –	– –	– –	+I	– –
Lythrum salicaria	+ч	– –	– –	– –	+ч	– –	– –
Peucedanum palustre	+I	– –	+II	+II	– –	– –	– –
Phragmites australis	+ч	– –	– –	– –	+ч	– –	– –
Thelypteris palustris	+ +	– –	+II	– –	– –	– –	+ +
Vaccinium uliginosum	+ +	+I	– –	– –	– –	– –	+ +
V. vitis-idaea	+ч	+ч	– –	– –	– –	– –	– –
Сфагновые мхи							
Sphagnum angustifolium	4I	3I	– –	13II	20III	– –	5+
S. balticum	+ч	+ч	– –	– –	– –	– –	– –
S. centrale	+ч	+ч	– –	– –	– –	+I	– –
S. cuspidatum	3I	+ +	– –	– –	40V	– –	+ +
S. fallax	44V	47V	47V	40V	+V	79V	40V
S. fimbriatum	+I	+I	– –	– –	– –	– –	+ +
S. flexuosum	1ч	2ч	– –	– –	– –	– –	7I
S. magellanicum	2II	6III	2I	– –	– –	1I	+I
S. nemoreum	1+	+ч	1I	– –	– –	– –	– –
S. russowii	1+	+ч	1I	– –	– –	+I	– –
S. squarrosum	+ч	+ч	– –	– –	– –	1I	– –
S. subsecundum	+ч	– –	1I	– –	– –	– –	– –
Зеленые мхи							
Aulacomnium palustre	+II	+II	+II	– –	– –	+I	– –
Dicranum scoparium	+I	– –	+III	– –	+III	– –	– –
Pohlia nutans	– –	– –	– –	– –	– –	– –	+ +
Polytrichum alpestre	+II	+I	1IV	– –	– –	+I	– –
P. commune	+ч	+ч	– –	– –	– –	– –	– –

Примечание. Ассоциации: I — Betula pubescens + Pinus sylvestris – Eriophorum vaginatun – Sphagnum fallax (субассоциации: 1 — типичная, 2 — Calamagrostis canescens, 3 — Carex rostrata, 4 — Sphagnum cuspidatum), II — Betula pubescens + Pinus sylvestris – Carex lasiocarpa – Sphagnum fallax, III — Eriophorum vaginatun – Sphagnum fallax. Для каждого вида указаны: арабскими цифрами — среднее покрытие, % («+» — покрытие менее 1 %) (для деревьев и кустарников — сомкнутость крон); римскими цифрами — классы постоянства (ч — 5 %, «+» — 6–10 %, I — 11–20 %, II — 21–40, III — 41–60, IV — 61–80, V — 81–100 %).

В травяно-кустарничковом ярусе доминирует *Eriophorum vaginatum* (покрытие в среднем 50%, но порой достигает и 90%). Пушица образует кочки от 15 до 40 см выс. С увеличением покрытия пушицы уменьшается покрытие сфагновых мхов. Так, при покрытии пушицы 30% покрытие сфагнов достигает 75%, а при 90% — соответственно 20—30%. Пушицевые кочки в той или иной степени обрастают сфагновыми мхами.

Второй по значению вид травяно-кустарничкового яруса — *Chamaedaphne calyculata*. Его покрытие в среднем 11%, местами 40—65%. Обычно мирт произрастает крупными куртинами и приурочен к крупным деревьям. Роль других кустарничков невелика. Багульник встречается с невысоким постоянством и в ничтожном обилии. Характерно, что он же в массе произрастает на песчаных почвах вокруг практически всех сфагновых болот заказника, заходя на сами болота в большом количестве не более чем на 5—10 м. В то же время в соседнем Инзенском р-не (70 км к юго-юго-западу от заказника) багульник является одним из доминантов травяно-кустарничкового яруса сообществ древесно-пушицево-сфагновых болот. Такое различие в характере местообитаний, по-видимому, обусловлено специфичностью экологических амплитуд в отношении режима увлажнения в разных регионах. Из других кустарничков рассматриваемой ассоциации следует отметить *Vaccinium uliginosum* и *V. vitis-idaea*, роль которых также невелика. Эти виды, как и багульник, обильны по окраинам болот.

С высоким постоянством встречается *Carex lasiocarpa* (покрытие в среднем 10%, максимум 40%). Более редко встречаются *Calamagrostis canescens*, *Peucedanum palustre*, *Carex rostrata*. Последний вид иногда фитоценотически замещает *C. lasiocarpa*, так как имеет почти сходные экологические требования.

В целом для ассоциации характерен кочковатый микрорельеф. Уровень воды между кочками в среднем от –5 до –20 см, редко до –30 см. Ассоциация подразделяется на 4 субассоциации (см. таблицу).

1. Субассоциация — типичная. Наиболее распространенный тип сообществ сфагновых болот изучаемого региона. Отличается высоким постоянством и довольно высоким покрытием (в среднем 17%) *Chamaedaphne calyculata*. Мощность торфяной залежи обычно 2—3 м. Сообществами этой субассоциации в основном образована растительность наиболее крупных болот: Моховое-Долгое, Моховое 8-е, Моховое 9-е, Конское.

Анализ структуры сообществ этой субассоциации на болоте Конское, на участке 15 × 30 м, показывает, что сомкнутость крон березы пушистой составляет 0.204, число экземпляров 63, средняя высота ствола 4.8 м, максимальная — 8, минимальная — 2 м. Сомкнутость крон сосны лишь 0.045, общее число экземпляров 20, средняя высота 4 м, максимальная — 7, минимальная — 1.3 м.

Травяно-кустарничковый ярус однороден и типичен для субассоциации. Помимо константных видов субассоциации на площадке отмечены в незначительном обилии *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *Populus tremula*. Мхи представлены *Sphagnum fallax*, реже *S. fimbriatum*, *S. magellanicum*, *Pohlia nutans*. Покрытие мхов 30—60%.

Иногда сообщества этой субассоциации формируют покров небольших болот (1.5—2.0 га).

2. Субассоциация Calamagrostis canescens. Она характеризуется отсутствием мирта болотного и наличием мезоевтрофных видов — *Calamagrostis canescens*, *Peucedanum palustre* и др. В отличие от других субассоциаций она характерна для относительно небольших болот площадью до 5 га, с меньшей мощностью торфа (0.5—1.0 м), редко до 2.6 м.

Структура растительности этой субассоциации изучена на болоте «Без названия». Сомкнутость крон сосны на закартированной площадке 30 × 30 м составляет 0.066, число экземпляров 172, средняя высота 2.5 м, максимальная — 4.5, минимальная — 1.3 м. Сомкнутость крон березы пушистой 0.016, число экземпляров 69, средняя высота 2.9 м, максимальная — 7, минимальная — 1.0 м. В пределах травяно-кустарничкового яруса меняется покрытие пушицы и осоки волосистоплодной. Это отражено в выделении 2 сообществ — с доминированием *Carex lasiocarpa* и с доминированием *Eriophorum vaginatum*. В целом состав и покрытие видов травяно-кустарничкового яруса типичны для субассоциации. Кроме константных видов в незначительном обилии на площадке отмечены *Thelypteris palustre*, *Salix cinerea*. Мхи представлены *Sphagnum fallax*, *S. magellanicum*, *Aulacomnium palustre*, *Polytrichum alpestre*. Покрытие мхов от 20 до 60%, в среднем 40—50%.

3. Субассоциация Carex rostrata. Отличается присутствием в травяно-кустарничковом ярусе *C. rostrata*, которая местами доминирует над *C. lasiocarpa*. Имеет ограниченное распространение. Встречается преимущественно в центральных частях болот. Мощность торфяной залежи 2.0—2.5 м.

4. Субассоциация Sphagnum cuspidatum. Характеризуется увеличением в моховом покрове доли *Sphagnum cuspidatum* (до 40%). Встречается преимущественно ближе к обводненным окраинам болот.

Мощность торфяной залежи не более 0.5—0.7 м.

II. Ассоциация Betula pubescens + Pinus sylvestris – Carex lasiocarpa – Sphagnum fallax. Основные отличия данной ассоциации от предыдущей — почти полное отсутствие пушицы (см. таблицу).

Морфология. Имеются 2 эдификаторных яруса — древесный и моховой. Сомкнутость крон древесного яруса в среднем 0.2. В его состав входят береза пушистая и сосна. Преобладает береза; ее сомкнутость около 0.2, высота 4—5м, иногда до 9 м. Сосна постоянно присутствует, но ее сомкнутость обычно не превышает 0.1, высота 3.0—4.5 м. Покрытие мохового яруса в среднем 80 %. Доминирует *Sphagnum fallax*, реже встречаются *S. magellanicum*, *S. squarrosum*, *S. centrale*, *S. russowii*, *Aulacomnium palustre*.

В травяно-кустарничковом ярусе доминирует *Carex lasiocarpa* (покрытие в среднем около 20%), довольно часто встречается *Calamagrostis canescens* с покрытием 1—2%. Другие виды редки (см. таблицу). Микрорельеф ассоциации ровный, уровень грунтовых вод –(15—20) см. Мощность торфяной залежи не превышает 0.5 м. Сообщества этой ассоциации имеют ограниченное распространение и приурочены либо к окраинам болот (древесно-пушицево-сфагновых), либо полностью слагают растительный покров небольших болот (до 1 га).

III. Ассоциация Eriophorum vaginatum – Sphagnum fallax. Данная ассоциация по флористическому составу близка к ассоциации I, но отличается отсутствием одного из эдификаторных ярусов — древесного. Вообще береза и сосна встречаются в каждом описании, но представлены лишь немногими экземплярами высотой 1.5—2 м.

Морфология. Моховой ярус имеет покрытие в среднем 50%, местами до 70 %. Доминирует *Sphagnum fallax* (см. таблицу). Реже встречаются *S. angustifolium*, *S. flexuosum*, *S. magellanicum*.

В травяно-кустарничковом ярусе доминирует пушица влагалищная, ее покрытие в среднем около 50%. С высоким постоянством встречаются *Carex lasiocarpa*, *Chamaedaphne calyculata*, их среднее покрытие соответственно 17 и 39%. Микрорельеф кочковатый, кочки образованы пушицей, их высота 15—30 см. Уровень воды между кочками –15, –20 см. Мощность торфяной залежи обычно 1.5—2.0 м. Сообщества этой ассоциации довольно широко распространены и приурочены к центральным частям болот.

IV. Ассоциация Carex lasiocarpa – Sphagnum cuspidatum. Соответствует субасс. Sphagnetosum cuspidati асс. Caricetum lasiocarpae Osvald 23 (Боч, Смагин, 1993).

Морфология. Моховой ярус имеет покрытие 90%, представлен почти повсеместно *Sphagnum cuspidatum*. В травяном ярусе доминирует *Carex lasiocarpa* (покрытие 20—40%), нередко с примесью *Calamagrostis canescens* (покрытие 1—2%). Обычна примесь *Comarum palustre*, *Peucedanum palustre*, кое-где в открытой воде отмечен *Utricularia vulgaris*. Иногда можно встретить *Chamaedaphne calyculata*, *Betula pubescens* (высота последней не превышает 1.5 м). Микрорельеф ровный, уровень воды от 0 до 20 см. Сообщества этой ассоциации распространены довольно широко и характерны для молодых, сильно обводненных болот. Обычно окраины таких болот представлены почти чистыми сообществами *Carex lasiocarpa* с уровнем воды +50, +70 см. Мощность торфяной залежи 1—2 м.

Описываемые далее растительные сообщества имеют более ограниченное распространение, небольшое число описаний, поэтому им не придается какой-либо таксономический ранг.

Сообщество Betula pubescens – Carex lasiocarpa + Calamagrostis canescens – – Sphagnum teres. Сомкнутость крон древесного яруса до 0.4. Береза пушистая имеет высоту 15—20 м. Покрытие мхов до 40 %, они представлены в основном *Sphagnum teres*, реже встречаются *Aulacomnium palustre*, *Polytrichum alpestre*. В травяном ярусе помимо *Carex lasiocarpa*, *Calamagrostis canescens* встречаются *Lythrum salicaria*, *Comarum palustre*, *Equisetum fluviatile*. Микрорельеф неровный, уровень воды в среднем –30 см. Сообщество приурочено к маленьким болотцам с маломощным торфом.

Сообщество Betula pubescens – Calamagrostis canescens + Phragmites australis. Древесный ярус густой, но невысокий (2—4 м), представлен березой, реже сосной. Покрытие травяного яруса около 10 %. Это сообщество иногда встречается на маленьких болотцах с маломощным торфом.

Сообщество Phragmites australis – Carex lasiocarpa – Sphagnum cuspidatum + + S. angustifolium. Покрытие мохового яруса 40—60 %. Всегда присутствует *Sphagnum cuspidatum*, реже *S. angustifolium*, *S. subsecundum*. Древесный ярус выражен очень слабо (сомкнутость крон менее 0.1), представлен березой и сосной высотой 3.0—3.5 м. В травяном ярусе доминируют *Carex lasiocarpa* (покрытие 35—50 %) и *Phragmites australis* (покрытие 2—70 %). Постоянно присутствует *Calamagrostis canescens* (1—2 %), реже встречаются *Carex elata*, *Comarum palustre*, *Lythrum salicaria*, *Peucedanum palustre*, *Thelypteris palustre*, *Eriophorum vaginatum*.

Микрорельеф ровный, уровень воды –20 см. Это сообщество встречается по окраинам древесно-пушицево-сфагновых болот или целиком слагает растительность небольших (менее 1 га) болот.

Сообщество Carex lasiocarpa + C. rostrara + Calamagrostis canescens. Этим сообществом представлена растительность некоторых маленьких травяных болот с маломощным торфом. Сообщество интересно тем, что здесь встречается редкий для области вид *Carex juncella*. Уровень воды –20 см.

Сообщество Salix cinerea – Calamagrostis canescens. В кустарниковом ярусе доминирует ива пепельная, ее покрытие 20—30 %. Встречаются отдельные деревца березы пушистой высотой 3—5 м. В травяном ярусе кроме вейника встречаются *Dryopteris lanceolatocristata*, *Juncus conglomeratus*, *Molinia coerulea*. Мхов мало, отмечены лишь *Polytrichum commune*, *Pleurozium schreberi*. Этим сообществом слагается растительный покров небольших (до 0.5 га) болот.

Небольшое распространение на изучаемой территории имеет и вторичная болотная растительность, связанная с осушением и последующими торфоразработками болота Моховое-Долгое, проводимыми в 1940—1960-х гг.

Сообщество Carex rostrata – Sphagnum fallax + S. fimbriatum. Из деревьев и кустарников очень редко встречаются береза пушистая высотой до 2 м и ива. Имеется хорошо развитый моховой ярус на месте бывших торфяных карьеров (покрытие 60—90 %), он представлен в основном *Sphagnum fallax*, *S. fimbriatum*, изредка встречается *Polytrichum alpestre*. В травяном ярусе доминирует *Carex rostrata* (20—50 %), реже *C. lasiocarpa* (2—5 %). Постоянно присутствует *Calamagrostis canescens* (1—5 %). Также отмечены подмаренник рупрехта и *Comarum palustre*. Микрорельеф ровный, уровень воды 0—10 см.

Сообщество Betula pubescens – Carex lasiocarpa. Характерно для участков между карьерами, где сохранился торф. Древесный ярус представлен березой пушистой (сомкнутость крон от 0.1 до 0.7, высота (3) 6—8 м). Имеется незначительная примесь сосны, ее высота 2—5 м. В кустарниковом ярусе обычна ива пепельная (5 %). В травяном ярусе доминирует осока волосистоплодная (10—60 %). С высоким постоянством, но в небольшом обилии встречаются *Calamagrostis canescens* и другие виды, изредка — *Eryophorum vaginatum*, *Carex rostrata* и др. Моховой ярус не выражен, его покрытие не более 5—10 %, представлен *Sphagnum fallax*, *S. centrale*, *S. fimbriatum*, *S. subsecundum*, *S. cuspidatum*, *S. russowii*, *S. magellanicum*, *Polytrichum alpestre*. Микрорельеф неровный, уровень вод –(5—50) см.

Сообщество Betula pubescens + Pinus sylvestris – Eriophorum vaginatum. Оно характерно для тех участков болота, которые были подготовлены под торфоразработки: снят моховой покров, прорыты дренажные канавы, но торф не добывался. Древесный ярус развит хорошо, представлен в основном березой пушистой (сомкнутость крон 0.1—0.6, высота 7—10 м). Сосна играет незначительную роль (сомкнутость менее 0.1, высота 1.5—5.0 м). В травяном ярусе доминирует *Eriophorum vaginatum* (покрытие в среднем 30%, местами до 60%). Из кустарничков довольно часто встречаются *Chamaedaphne calyculata* (до 20%), *Ledum palustre* (5—10%), *Vaccinium vitis-idaea* (до 3%). Повсеместно на поверхность выходит «голый» торф, на котором встречаются отдельные куртины мхов. Покрытие последних не превышает 5—10%. Мхи представлены *Sphagnum centrale*, *S. fallax*, *S. fimbriatum*, *S. girgensohnii*, *Polytrichum alpestre*, *Dicranum scoparium*. Микрорельеф от ровного до кочковатого, уровень воды –(50—80) см.

Таким образом, изученная территория характеризуется широким распространением сфагновых болот. Последние в Ульяновской обл. встречаются довольно редко, и только в заказнике «Сурский» они являются типичным компонентом ландшафта. Многие сосудистые растения и сфагновые мхи этих болот также являются очень редкими для области и находятся здесь на южной границе своего распространения. Среди них *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *Oxycoccus palustris*, сфагновые мхи — *Sphagnum papillosum*, *S. wulfianum*, *S. fuscum*.

Безусловно, эти болота заслуживают охраны. Существующий режим охраны зоологического заказника не обеспечивает сохранения болотной растительности, поэтому нами была подготовлена и представлена в областной комитет по охране природы документация на утверждение 4 наиболее крупных болот памятниками природы областного значения: болото Моховое-Долгое (49.5 га), Моховое 8-е (42.9 га), Моховое 9-е (17 га), Конское (6.2 га).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Благовещенская Н. В. Опыт сопоставления возраста болот и голоценовой истории растительности Ульяновского Предволжья и сопредельных территорий // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 11. С. 1452—1464.

Благовещенский И. В., *Благовещенская Н. В.* Болота заказника «Сурский» и проблемы их охраны // Болота охраняемых территорий: проблемы их охраны и мониторинга: Тез. докл. XI Всесоюз. совещ. по болотоведению. Л., 1991. С. 34—36.

Боч М. С., *Смагин В. А.* Флора и растительность болот северо-запада России и принципы их охраны. СПб., 1993. 223 с.

Дедков А. П. Экзогенное рельефообразование в Казанско-Ульяновском Приволжье. Казань, 1970. 255 с.

Мельничук В. М. Определитель лиственных мхов средней полосы и юга европейской части СССР. Киев, 1970. 442 с.

Савич-Любицкая Л. И., *Смирнова З. Н.* Определитель сфагновых мхов СССР. Л., 1968. 112 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Ульяновский государственный университет

Получено 16 VII 1996

SUMMARY

Swamp vegetation have been studied in «Sursky» reserve (Ulyanovsk region).

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.374.2

© И. В. Фомичев

ОБЗОР ВИДОВ РОДА *EQUISETUM* (*EQUISETACEAE*) КАВКАЗА

I. V. FOMITCHEV. CONSPECTUS OF CAUCASIAN *EQUISETUM* (*EQUISETACEAE*) SPECIES

Представлен обзор видов рода *Equisetum*, произрастающих на Кавказе, с указанием синонимики, типификации и распространения по флористическим районам (по: Меницкий, 1991). Приводятся сведения о 9 видах 2 подродов. Обсуждается проблема разделения рода на 2. Дан ключ для определения видов.

Ключевые слова: *Equisetum*, систематика, флора, Кавказ.

На Кавказе встречается 9 видов современных представителей отдела *Equisetophyta*, относящихся к одному сем. *Equisetaceae* Rich. ex DC. Семейство распространено повсеместно от Южной Америки и южной части Африки до Арктики. Наибольшее видовое разнообразие наблюдается в Евразии и Северной Америке между 40 и 60° с. ш.

K. Linnaeus (1753) отнес все описанные им хвощи к одному роду *Equisetum* L., впоследствии J. Milde (1865) разделил этот род на 2 — *Equisetum* и *Hippochaete* Milde. Позднее Milde (1867) вновь объединил род *Equisetum*, приняв в нем 2 группы — *Equisetum* и *Hippochaete* — без указания их ранга. Затем J. G. Baker (1887) придал этим группам ранг подродов. Для разделения подродов (или родов) первоначально использовались признаки стробилов, устьичного аппарата и продолжительность жизни надземных побегов. Позднее было обнаружено различие в размерах хромосом, которым, возможно, объясняется отсутствие межподродовых гибридов, обращающее на себя особое внимание, если учитывать наличие многочисленных гибридов внутри каждого из подродов (Hauke, 1990).

В настоящее время большинство авторов принимает один род с 2 подродами (Tutin, 1964; Cullen, 1965; Бобров, 1974; Hauke, 1993), реже их признают самостоятельными родами (Цвелев, 2000). Однако единственным морфологическим признаком, по которому можно четко отделить все виды одного подрода от другого, является характер расположения устьиц относительно уровня эпидермальных клеток (Hauke, 1993). История лектотипификации надвидовых таксонов обстоятельно изложена в работе R. E. Pichi-Sermolli (1971).

Последней публикацией, обобщившей сведения о видовом составе и распространении хвощей Кавказа, было 2-е издание «Флоры Кавказа» А. А. Гроссгейма, вышедшее в 1939 г.

Целью нашей работы была ревизия данных по хвощам Кавказа, проведенная с учетом новых сборов, хранящихся в гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE) и кафедры ботаники Санкт-Петербургского государственного университета (LECB), а также новых литературных источников по различным регионам Кавказа. Был составлен оригинальный ключ, учитывающий внутривидовую вариабельность, позволяющий определять живые и гербарные образцы даже при отсутствии стробилов. Географическое распространение хвощей указывается по карте районов флоры Кавказа, предложенной А. Л. Тахтаджяном и Ю. Л. Меницким (Меницкий, 1991) для готовящейся в настоящее время сводки «Конспект флоры

Кавказа». Общее распространение указано по М. М. Ильину (1934), R. Hauke (1963), I. Cullen (1965) и А. Е. Боброву (1974).

Род *Equisetum* L.

1753, Sp. Pl.: 1061; id. 1754, Gen. Pl. ed. 5:484

Лектотип (Farwell, 1916:464): *E. arvense* L.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *EQUISETUM* ФЛОРЫ КАВКАЗА

1. Весенние стебли со стробилами . . . . . . 2.
— Стробилы развиваются летом или стебли без стробилов . . . . . . 5.
2. Листовые зубцы большей частью спайные . . . . . . 3.
— Листовые зубцы большей частью свободные . . . . . . 4.
3. Листовые зубцы пленчатые . . . . . . 4. *E. sylvaticum* L.
— Листовые зубцы сходны с остальной частью влагалища . . . . . . 1. *E. arvense* L.
4. Стебель бурый, листовые влагалища цилиндрические, 20—40 мм длиной . . . . . . 2. *E. telmateia* Ehrh.
— Стебель быстро зеленеет, листовые влагалища обратноконические, более короткие . . . . . . 3. *E. pratense* Ehrh.
5. Стебли однолетние; стробилы тупые; устьица расположены на одном уровне с эпидермальными клетками, рассеянно или группами . . . . . . 6.
— Стебли зимующие; стробилы с остроконечием; устьица погруженные, располагаются правильными рядами по ложбинкам . . . . . . 11.
6. Первые междоузлия по крайней мере верхних ветвей длиннее соответствующих листовых влагалищ на стебле . . . . . . 7.
— Первые междоузлия всех боковых ветвей короче соответствующих листовых влагалищ на стебле или ветви отсутствуют . . . . . . 9.
7. Ветви регулярно ветвистые; кожистые зубцы спаяны в 3—4 большие группы; гребни стеблей плоские, по бокам снабжены расставленными в стороны выростами . . . . . . 4. *E. sylvaticum* L.
— Ветви неветвистые или ветвятся нерегулярно; сходные по фактуре с остальной частью влагалища зубцы спаяны в меньшей степени; гребни стеблей с острым ребром, выросты которого никогда не бывают расположены в параллельных рядах . . . . . . 8.
8. Стебли в нижней части неветвистые, ветви горизонтально отходящие или дуговидно вниз отогнутые, первые междоузлия нижних ветвей короче, верхних ветвей длиннее соответствующих листовых влагалищ на стебле; гребни в верхней части стебля несут папиллы . . . . . . 3. *E. pratense* Ehrh.
— Стебли ветвистые обычно уже от 1—2 надземного узла; ветви, как правило, косо вверх направленные; первые междоузлия ветвей длиннее соответствующих листовых влагалищ на всем протяжении стебля; гребни поперечно исчерченные в различной степени явно, но всегда без папилл . . . . . . 1. *E. arvense* L.
9. Гребни ветвей с продольной бороздкой, расположенной против вершины листового зубца вышележащего влагалища, что отличает ее от ложбинок, которые всегда попадают в промежуток между листовыми зубцами . . . . . . 2. *E. telmateia* Ehrh.
— Гребни ветвей лишены продольных бороздок . . . . . . 10.
10. Центральная полость занимает около половины диаметра стебля, периферические полости хорошо выражены; листовые зубцы в числе 5—10 на влагалище, широколанцетные; гребни поперечно исчерченные . . . . . . 5. *E. palustre* L.
— Центральная полость занимает почти весь диаметр стебля, периферические полости не выражены; листовые зубцы в числе 12—24 на влагалище, узколанцетные; гребни гладкие . . . . . . 6. *E. fluviatile* L.
11. Стебли, как правило, ветвистые; растения серо-зеленые; гребни поперечно исчерченные . . . . . . 7. *E. ramosissimum* Desf.
— Ветви развиваются только в ответ на повреждение; растения нормально зеленые; гребни двуряднобугорчатые . . . . . . 12.
12. Стебли 3—8 мм в диаметре; листовые зубцы в числе 14—40 на влагалище, рано опадают . . . . . . 8. *E. hyemale* L.
— Стебли до 3 мм в диаметре; листовые зубцы в числе 3—14 на влагалище, остающиеся . . . . . . 9. *E. variegatum* Schleich.

Subgen. 1. *Equisetum*

1. *E. arvense* L., 1753, Sp. pl.: 1061.

Описан из Европы.

ЗП: З. Ставр.; ВП: В. Ставр., Тер.-Сулак.; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Туап.-Адл., Инг.-Рион., Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Лори; ВЗ: Алаз.-

Агрич., Ширв., Мург.-Муровд., Н. Кур., Караб.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ахур.; ЮЗ: Ерев., Севан., Дар., Нах.; Т.

Указан для ЗП: Аз.-Куб.; СЗЗ: Пшад.-Джубг. (Гроссгейм, 1939:44, карта 46); ЗЗ: Абх. (Колаковский, 1938:44); ЦЗ: Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Иорск.-Шек.; ЮЗ: Мегр.-Зан. (Гроссгейм, 1939:44, карта 46); ЮЗ: Занг., Ю. Караб. (Карягин, 1950:46).

Европа; Сев., Юго-Зап., Ср. Азия; Сев. Америка.

2. *E. telmateia* Ehrh., 1783, Hannover Mag. 21:287. — *E. majus* Gars, 1767, Vert. et Usag: 166; Ильин, 1934, Фл. СССР, 1:104; Колак. 1938, Фл. Абх. 1:44; Гроссг. 1939, Фл. Кавк. 1:45; Каряг. 1950, Фл. Азерб. 1:48; Тахт. 1954, Фл. Арм. 1:14; Долух., Лач., Микеладзе, 1971, Фл. Груз., изд. 2, 1:20, nom. invalid. publ. — *E. maximum* Lam. 1778 Fl. Fr. 1:7; Фомин, 1913, Мат. Фл. Кавк. 1:194.

Описан из Европы.

ЗП: З. Ставр.; ВП: В. Ставр., Тер.-Сулак.; ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., Уруп.-Теб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд., Н. Кур., Караб.; Т.

Указан для ВП: Тер.-Кум. (Галушко, 1978:28); ЦК: В. Кум.; СЗЗ: Пшад.-Джубг.; ЗЗ: Рион.-Квир.; ВЗ: Ширв. (Гроссгейм, 1939:45, карта 47); ЮЗЗ: Араг. (Тахтаджян, 1954:14); ЮЗ: Ерев., Занг. (Гроссгейм, 1939:45, карта 47); ЮЗ: Ю. Караб. (Карягин, 1950:48).

Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия; Сев. Америка.

3. *E. pratense* Ehrh., 1784, Hannover Mag. 22:138.

Описан из Европы.

ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб.; ЦК: Малк.

Указан для ВК: Ассо-Арг. (Галушко, 1978:27); ЦК: В. Кум. (Танфильев и Кононов, 1987:10); ЦК: В. Тер. (Гроссгейм, 1939:45, карта 21); СЗЗ: Пшад.-Джубг. (Зернов, 2000:13).

Европа; Сев., Юго-Зап., Ср., Центр., Вост. Азия; Сев. Америка.

4. *E. sylvaticum* L., 1753, Sp. pl.: 1061.

Описан из Северной Европы.

Указан для ЦК: В. Кум. (оз. Тамбукан) (Гроссгейм, 1939:46, карта 19); ЗЗ: Рион.-Квир. (Долуханов и др., 1971:22).

Атл., Сев., Центр., Вост. Европа; Сев., Юго-Зап., Ср., Вост. Азия; Сев. Америка.

Вид на Кавказе очень редок. В кавказском гербарии БИН РАН (LE) был обнаружен один образец *E. sylvaticum*, для которого не указано место сбора.

5. *E. palustre* L., 1753, Sp. pl.: 1062.

Описан из Европы.

ЗП: Аз.-Куб.; ВП: Тер.-Сулак.; ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб., В. Куб.; ЦК; ВК: В. Сулак., Ман.-Самур., Кубин.; ЗЗ: Инг.-Рион., Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд.; ЮЗ: Сев., Нах.; Т.

Указан для ВП: В. Ставр., ВК: Ассо-Арг. (Галушко, 1978:28); ЗЗ: Абх. (Колаковский и др., 1995:2); ЦЗ: Лори (Тахтаджян, 1954:14); ЦЗ: Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Иорск.-Шек. (Гроссгейм, 1939:46, карта 48); ВЗ: Н. Кур.; ЮЗ: Ю. Караб. (Карягин, 1950:50).

Европа; Сев., Юго-Зап., Ср., Центр., Вост. Азия; Сев. Америка.

Довольно часто в гербариях встречались образцы, неверно определенные как *E. palustre*. Возможно, в литературе неправильно отражен ареал вида.

6. *E. fluviatile* L., 1753, Sp. pl.: 1062. — *E. heleocharis* Ehrh. 1783, Hannover Mag. 21:286; Фомин, 1913, Мат. Фл. Кавк. 1:202; Ильин, 1934, Фл. СССР, 1:108; Гроссг. 1939, Фл. Кавк. 1:46.

Описан из Европы.

ЗК: Уруп.-Теб.; ЗЗ: Адж.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ахур.; ЮЗ: Севан.

Указан для ЗК: В. Куб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК: В. Сулак. (Гроссгейм, 1939:46, карта 40); ВК: Ассо-Арг. (Галушко, 1978:28); ЗЗ: Абх. (Колаковский и др., 1995:2); ЦЗ: Лори (Тахтаджян, 1954:14); ЦЗ: Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Ширв., Мург.-Муровд., Н. Кур (Гроссгейм, 1939:46, карта, 40); ЮЗЗ: Араг. (Тахтаджян, 1954:14); Т. Гроссгейм, 1939:46, карта 40).

Атл., Сев., Центр., Вост. Европа; Сев., Юго-Зап., Ср., Центр., Вост. Азия; Сев. Америка.

См. примечание к *E. palustre*.

Subgen. 2. *Hippochaete* (Milde) Baker, 1887, Handb. Fern-allies: 3. — *Hippochaete* Milde, 1865, Bot. Zeit. 23:297

Лектотип (Farwell, 1916:464): *E. hyemale* L.

7. *E. ramosissimum* Desf., 1799, Fl. Atl. 2:398.

Описан из Северной Африки.

ЗП; ВП; ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., Уруп.-Теб.; ЦК; ВК: В. Сул., Ман.-Самур., Кубин.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ; ЮЗ: Ерев., Сев., Дар., Нах., Мегр.-Зан.; Т.

Указан для ВК: Ассо-Арг.; СЗЗ: Пшад.-Джубг. (Гроссгейм, 1939:47, карта 49); ЦЗ: Лори; ЮЗЗ: Араг. (Тахтаджян, 1954:14); ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ахур. (Гроссгейм, 1939:47, карта 49).

Центр., Южн., Юго-Вост., Вост. Европа; Средиз.; Сев., Юго-Зап., Ср., Центр., Вост., Южн. Азия; Африка; Америка.

8. *E. hyemale* L., 1753, Sp. pl.: 1062.

Описан из Европы.

ЗП: З. Ставр.; ЗК: Бело-Лаб.; ЦК: Малк.; ВК: Ман.-Самур.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ЮЗ: Ерев.

Указан для ВП: Тер.-Сулак.; ЗК: Уруп.-Теб.; ВК: Кубин.; ЮЗЗ: Месх. (Гроссгейм, 1939:47, карта 51).

Европа; Сев., Юго-Зап., Ср., Вост. Азия; Америка.

Для Кубинского района указывался гибрид *E. ramosissimum* × *E. hyemale*, описанный как *E* × *moorei* Newm., в ранге разновидности *E. hyemale* (Карягин, 1950). В изученных гербариях этот гибрид не обнаружен.

9. *E. variegatum* Schleich. ex Weber et Mohr, 1807, Bot. Taschenb. Deutsch. Krypt. 60:447.

Описан из Швейцарии.

ЗК: Бело-Лаб.; ЦК: Малк., В. Кум.; ВК: Ман.-Самур.; ЗЗ: Абх., Инг.-Рион.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.

Указан для ЦК: В. Тер. (Гроссгейм, 1939:48, карта 50).

Атл., Сев., Центр., Вост. Европа; Сев., Юго-Зап., Ср., Центр. Азия; Сев. Америка.

А. И. Галушко (1978) указывает для Бело-Лабинского р-на *E.* × *mackaii* (Newman) Brichan (*E.* × *trachyodon* (A. Braun) Koch; *E. hyemale* × *E. variegatum*). В изученных гербариях все кавказские образцы, этикетированные как *E.* × *trachyodon*, оказались *E. variegatum*.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 99-04-49790).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бобров А. Е. Equisetaceae L. C. Richard ex DC. — Хвощевые // Флора европейской части СССР. Л., 1974. Т. 1. С. 62—67.

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Ростов н/Д, 1978. Т. 1. С. 27—29.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. 2-е изд. Баку, 1939. Т. 1. С. 43—48.

Долуханов А. Г., Лачашвили И. Я., Микеладзе И. А. Флора Грузии. 2-е изд. Тбилиси, 1971 Т. 1. С. 17—27. (На груз. яз.).

Зернов А. С. Растения Северо-Западного Закавказья. М., 2000. С. 13.

Ильин М. М. Хвощевые — *Equisetaceae* L. C. Rich. // Флора СССР. Л., 1934. Т. 1. С. 101—112.

Карягин И. И. *Equisetaceae* L. C. Rich. — Хвощевые // Флора Азербайджана. Баку, 1950 Т. 1. С. 45—51.

Колаковский А. А. Флора Абхазии. Сухуми, 1938. Т. 1. С. 43—45.

Колаковский А. А., Адзинба З. И., Читанова С. М. Новости флоры Абхазии. Сухуми, 1995 С. 2.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

Танфильев В. Г., Кононов В. Н. Каталог дикорастущих растений Ставропольского края Ставрополь, 1987. С. 10.

Тахтаджян А. Л. *Equisetaceae*, Хвощевые // Флора Армении. Ереван, 1954. Т. 1. С. 10—14

Фомин А. В. Ord. *Equisetaceae* // Материалы для Флоры Кавказа. Юрьев, 1913. Вып. 39. Ч. 1 С. 187—212.

Цвелёв Н. Н. Сем. *Equisetaceae* L. C. Richard ex DC. — Хвощевые // Определитель сосудистых растений северо-запада России. СПб., 2000. С. 152—155.

Baker J. G. Handbook of fern-allies. London, 1887. P. 1—6.

Cullen J. *Equisetaceae* // Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Edinburgh, 1965. Vol. 1 P. 31—34.

Farwell O. A. The genus *Hippochaete* in North America, North of Mexico // Mem. New York Bot. Gard. 1916. Vol. 6. P. 461—472.

Hauke R. A taxonomic monograph of *Equisetum* subgenus *Hippochaete* // Beih. Nova Hedwigia 1963. Vol. 8. P. 1—123.

Hauke R. *Equisetatae* // The families and genera of vascular plants. Berlin, 1990. Vol. 1 P. 46—48.

Hauke R. *Equisetaceae* Michaux ex DeCandolle // Flora of North America. New York, 1993 Vol. 2. P. 76—84.

Linnaeus K. Species Plantarum. Holmiae, 1753. T. 2. P. 1061—1062.

Milde J. Repräsentieren die Equiseten der gegenwärtigen Schöpfungsperiode, ein oder zwei Genera? // Bot. Zeit. 1865. Jg 23. N 40. S. 297—299.

Milde J. Monographia Equisetorum // Nova Acta Acad. Leop.-Carol. 1867. B. 32. 607 S.

Pichi-Sermolli R. E. G. Names and types of the genera of fern-allies // Webbia, 1971. Vol. 26 P. 129—194.

Tutin T. G. *Equisetaceae* // Flora Europaea. Cambridge, 1964. Vol. 1. P. 6—8.

Санкт-Петербургский
государственный университет

Получено 13 XI 2001

SUMMARY

Survey of Caucasian species of genus *Equisetum* is presented. Synonyms, types, distribution in floristic regions of Caucasus (Menitsky, 1991) and a key to the species are given. In Caucasus there exist 9 species of which 6 belong to subgen. *Equisetum* and 3 to subgen. *Hippochaete*. The probability of the genus subdivision into two is discussed.

УДК 582.572.2

Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 3

© М. С. Князев, П. В. Куликов, Е. Г. Филиппов

ТЮЛЬПАНЫ РОДСТВА TULIPA *BIEBERSTEINIANA* (*LILIACEAE*) НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

M. S. KNYASEV, P. V. KULIKOV, E. G. PHILIPPOV. TULIPS FROM *TULIPA BIEBERSTEINIANA* ALLIANCE (*LILIACEAE*) AT THE SOUTH URALS

Tulipa biebersteiniana s. l. представлен на востоке ареала 2 расами, заслуживающими ранга самостоятельных видов, — *T. biebersteiniana* s. str. и *T. scythica*, различающимися по особенностям онтоморфогенеза и способности к вегетативному размножению. *T. scythica* более близкородствен *T. patens* (эти виды различаются только окраской цветков), чем *T. biebersteiniana* s. str. Отличия ряда других видов, описанных в пределах комплекса *T. biebersteiniana* s. l., связаны с возрастными состояниями растений и условиями произрастания, поэтому их следует считать синонимами *T. scythica* (*T. ophiophylla*, *T. graniticola*) либо *T. biebersteiniana* s. str. (*T. quercetorum*). В бассейне р. Белой на Южном Урале встречается особая раса *T. biebersteiniana* s. l., отличающаяся крупными размерами, высокой долей розовоцветковых особей в популяциях, стерильностью и триплоидным числом хромосом ($2n = 36$). Она описана в качестве нового вида *T. riparia* sp. nov.

Ключевые слова: *Tulipa biebersteiniana*, Южный Урал, таксономия.

Tulipa biebersteiniana Schult. et Sthult. fil., восточноевропейский тюльпан из группы *T. sylvestris* L. s. l., обладает значительным полиморфизмом. Многие исследователи (Талиев, 1930; Янишевский, 1934; Введенский, 1935; Смирнов, 1972; Мордак, 1979) выделяют в составе *T. biebersteiniana* 2 основные расы — степную и лугово-лесную, различающиеся по ширине листьев и степени кожистости покровных чешуй луковиц. И. Г. Зоз и М. В. Клоков (1935), изучавшие комплекс *T. biebersteiniana* s. l. на территории Украины, разделили эту группу на 2 сборных вида (sp. coll.) — *T. valerii* Klok. et Zoz и *T. biebersteiniana*, в составе которых описали целый ряд видов и внутривидовых таксонов (Бордзiловський, 1950). Самостоятельность этих видов не была принята последующими исследователями, считавшими их синонимами *T. biebersteiniana* (Смирнов, 1972; Мордак, 1979; Черепанов, 1995), так как при описании их в качестве отличительных признаков были использованы преимущественно модификационные характеристики, связанные с возрастными состояниями, экологическими условиями и другими факторами. Однако в культуре степная и лугово-лесная расы этого комплекса сохраняют свои признаки постоянными, неспособны превращаться одна в другую и представляют собой наследственно стабильные экотипы (Талиев, 1930; Янишевский, 1934).

Проведенные нами исследования тюльпана Биберштейна на Южном Урале, в Зауралье и Среднем Заволжье в различных экотопах (от дубрав, уремных зарослей и пойменных лугов до каменистых степей и солонцов), а также результаты культивирования различных его форм в Ботаническом саду УрО РАН (г. Екатеринбург) в 1980—1999 гг. подтвердили существование в пределах данного комплекса 2 рас, различающихся устойчиво сохраняющимися в культуре особенностями морфогенеза и не связанных промежуточными вариантами. 2 типа онтоморфогенеза у тюльпанов секции *Eriostemones* (Boiss.) Engl., основное различие между которыми заключается в наличии либо отсутствии вегетативного размножения (рис. 1 и 2), имеют, по-видимому, важное таксономическое значение. Так, у *T. biflora* Pall. и некоторых близких к нему видов вегетативное размножение отсутствует, а у *T. sylvestris*, *T. orphanidea* Boiss. ex Heldr., *T. saxatilis* Sieb. ex Spreng. и ряда родственных им средиземноморских видов — всегда имеется. Комплекс *T. biebersteiniana* s. l. представляет собой пример сочетания обоих типов онтоморфогенеза в пределах одной группы близкородственных форм. Трудности различения отдельных рас в составе комплекса *T. biebersteiniana* s. l. в значительной мере связаны с тем, что гербарные материалы по данной группе представлены почти исключительно генеративными экземплярами, тогда как для выявления характера морфогенеза наиболее важны признаки прегенеративных растений, как правило, отсутствующих в гербарных коллекциях. Резкое различие по характеру онтоморфогенеза между 2 расами комплекса *T. biebersteiniana* s. l. позволяет принимать их за самостоятельные виды. Эти расы отнесены нами к 2 видам-агрегатам, рассматриваемым в смысле V. H. Heywood (1963). Раса *T. biebersteiniana* s. l., не проявляющая способности к вегетативному размножению (*T. scythica* Klok. et Zoz), по нашему мнению, более близка к *T. patens* Agardh ex Schult. et Schult. fil. (хотя *T. patens* традиционно рассматривается как самостоятельный вид по отношению ко всему комплексу *T. biebersteiniana* s. l.), чем к *T. biebersteiniana* s. str. или *T. sylvestris*, поэтому она объединена нами с *T. patens* в один вид-агрегат. Расы данного комплекса, обладающие способностью к вегетативному размножению, включены нами в состав вида-агрегата *T.* aggr. *sylvestris*.

I. *T.* aggr. *patens* Agardh ex Schult. et Schult. fil.

Включает в себя 2 близкородственных викарирующих вида — восточноевропейский *T. scythica* и казахстанско-западносибирский *T. patens*.

1. *T. scythica* Klok. et Zoz, 1935, Тр. Н.-д. інст. бот. Харк. держ. унів. 1 : 69, 73; Бордз. II 1950, Фл. УРСР, 3 : 164; он же, XI 1950, Визн. росл. УРСР : 755. — *T. ophiophylla* Klok. et Zoz,[1] цит. соч. : 68, 72; Бордз. II 1950, цит. соч. : 168; он же, XI 1950, цит. соч. : 755. — *T. ophiophylla* subsp. *donetzica* Klok. et Zoz, цит. соч. : 68, 73, nom illeg. — *T. ophiophylla* subsp. *bestashica* Klok. et Zoz, цит. соч. : 69, 73. — *T. ophiophylla* subsp. *graniticola* Klok. et Zoz,[2] цит. соч. : 68, 73. — *T. graniticola* (Klok. et Zoz) Klok. в Бордз. XI 1950, цит. соч. : 755. — *T. praebiebersteiniana* Taliev, 1930, Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 24, 2 : 101, nom. prov. — *T. biebersteiniana* Schult. et Schult. fil. var. *aprica* Janisch., 1934, Сов. бот. 3 : 78, nom. nud.

Тип: «Ukraina meridionalis, Ascania-Nova, in ripis paludis steppae («pod»), 26 IV 1926 [sine coll.]» (Зоз, Клоков, 1935).[3]

2n = 24 (у культивируемых растений, происходящих из Оренбургской обл., с правого крутого берега р. Губерля, в 3 км выше устья).

T. scythica произрастает на солонцах, каменистых, глинистых или щебнистых склонах в горной степи. На Южном Урале этот вид встречается в пределах Оренбургской обл. к югу от 52° с. ш. По данным В. И. Талиева (1930), он распространен также в Северном Казахстане — в Мугоджарах (приводится под названием *T. praebiebersteiniana* Taliev nom. prov.).

Морфологические отличия *T. scythica* (рис. 1) от *T. biebersteiniana* s. str. (рис. 2, *1*) приведены далее в ключе для определения тюльпанов секции *Eriostemones*, встречающихся на Южном Урале.

Онтоморфогенез *T. biebersteiniana* s. l. в природных условиях был подробно изучен и изображен Д. Е. Янишевским (1934), а ряда родственных ему среднеазиатских видов — З. П. Бочанцевой (1962). Наши наблюдения за развитием *T. scythica* в природных местообитаниях на юге Оренбургской обл. (Гайский, Кувандыкский, Беляевский районы), а также многолетние данные, полученные в условиях культуры, вполне согласуются с результатами этих исследователей. Онтоморфогенез *T. scythica* может быть охарактеризован следующим образом (рис. 1). В ходе развития семенного проростка одновременно с ростом первичного корня и семядоли начинается формирование столона углубления, имеющего вид полой трубки, обладающей геотропически положительным ростом. На дне полости столона находится почка, из которой в конце 1-го года жизни проростка образуется первичная луковица. В течение преге-

---

[1] Тип *T. ophiophylla*: «Ukraina orientalis, in decliviis lapidosis prope p. Tretja Rota (distr. Lisiczansk, prov. Donetzk), 21 IV 1925, l. Zoz» (Зоз, Клоков, 1935).

[2] Тип *T. ophiophylla* subsp. *graniticola*: «Ukraina meridionali-orientalis, in graniticis monticulae Bestash («Kamjani Mohyly») 7 km s. versus a p. Rosovka prov. Donetzk, 30 IV 1927 (sine coll.)» (Зоз, Клоков, 1935)

[3] К сожалению, нам не удалось с полной определенностью установить, где в настоящее время хранятся типы таксонов тюльпанов, описанных М. В. Клоковым и И. Г. Зозом. Наиболее вероятно, что они находятся в гербарии Харьковского государственного университета (CWU) или Института ботаники АН Украины в Киеве (KW).

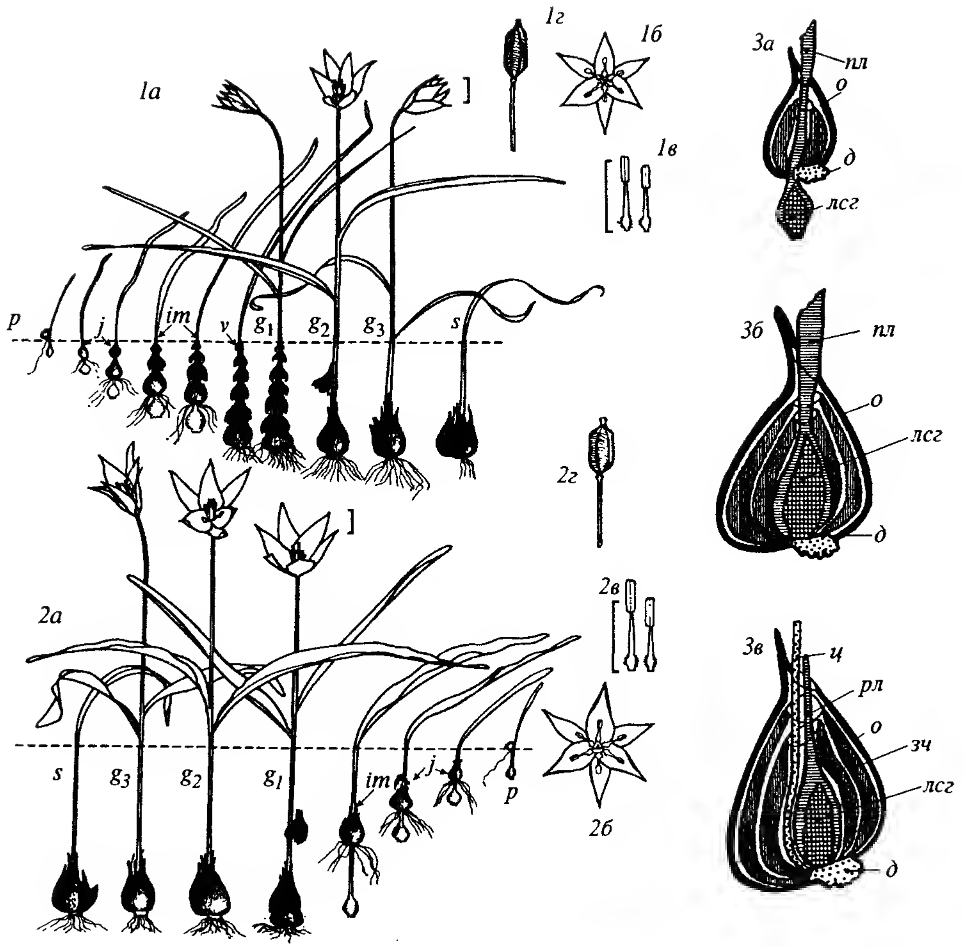


Рис. 1. *Tulipa scythica*.

1 — на плотном субстрате (по экземплярам: Оренбургская обл., Кувандыкский р-н, около 15 км к югу от г. Кувандык, около 2 км к востоку от родника «Золотая Рыбка» близ д. Адаево в щебнистой степи на склоне сопки, 15 V 1999, П. Куликов, SVER). *2* — на рыхлом субстрате (по культивируемым растениям, происходящим из Губерлинских гор в Гайском р-не Оренбургской обл.). *1а*, *2а* — возрастные состояния (*p* — проросток, *j* — ювенильная, *im* — имматурная, *v* — виргинильная, g_1 — молодая генеративная, g_2 — средневозрастная генеративная, g_3 — старая генеративная, *s* — сенильная особи); *1б*, *2б* — внешний вид цветка; *1в*, *2в* — тычинки; *1г*, *2г* — коробочка. Масштабная линейка — 1 см. *3* — схематический продольный разрез луковиц особей различных возрастных состояний (*3а* — *j*—*im*, *3б* — *v*, *3в* — g_1 — g_3). *о* — оболочки луковиц, *зч* — запасающие чешуи, *пл* — прикорневой лист, *рл* — рудиментарный лист, *д* — донце, *ц* — цветонос, *лсг* — развивающиеся луковицы следующего годичного цикла.

неративной фазы онтогенеза луковица ежегодно развивает новый ортотропный столон углубления, на конце которого формируется замещающая луковица. У ювенильных особей луковицы имеют одну, а у растений старших возрастных состояний — 2 запасающие чешуи, в пазухах которых отсутствуют вегетативные луковички. На плотных глинистых или щебнистых субстратах ассимилирующий лист выходит на поверхность по каналу, образованному столоном углубления и прошлогодним надземным листом, пронизывая остатки прошлогодних луковиц, вследствие чего оболочки отмерших луковиц предшествующих годичных циклов накапливаются и образуют вертикальную цепочку. Этот процесс углубления продолжается до первого цветения, наступающего в природных местообитаниях через 5—7 лет после прорастания. Замещающая луковица генеративного растения формируется внутри старой луковицы у основания цветоноса. Вегетативные луковички в пазухах запасающих чешуй, как

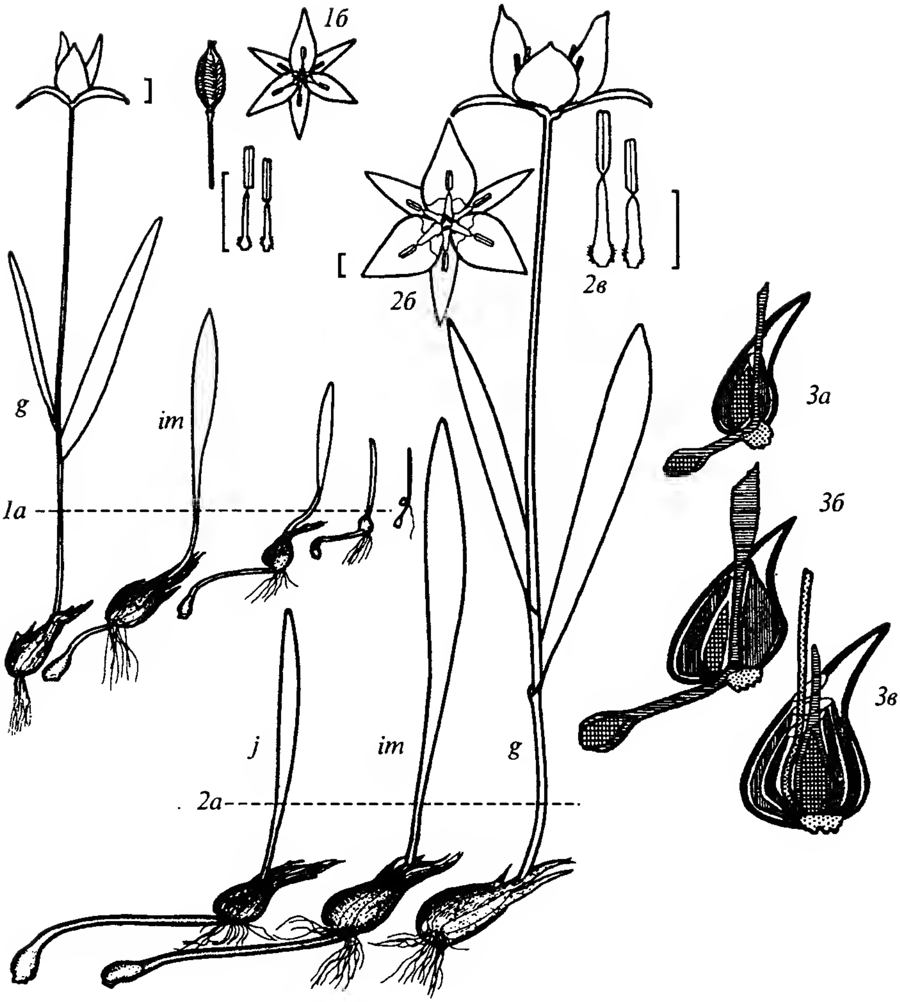


Рис. 2. Южноуральские представители *Tulipa* aggr. *sylvestris*.

1 — *T. biebersteiniana* s. str. (по культивируемым растениям, происходящим из долины р. Урал близ с. Кизильское Кизильского р-на Челябинской обл.). *2* — *T. riparia* (по культивируемым растениям, происходящим из долины р. Сим близ ж.-д. ст. Симская Ашинского р-на Челябинской обл.). *3* — схематический продольный разрез луковиц особей различных возрастных состояний (*3а* — *j*, *3б* — *im*, *3в* — *g*); строение совпадает у *T. biebersteiniana* s. str. и *T. riparia*.
Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

правило, не образуются, поэтому вегетативное размножение не происходит и во взрослом состоянии. На более рыхлых субстратах (как в культуре, так и в природных местообитаниях) вследствие более благоприятных для роста условий (в особенности лучшей аэрации) ортотропный столон углубления может удлиняться до 2—3 (5) см, а темпы развития ускоряются (первое цветение наступает в возрасте 4—5 лет). Лист в таких условиях может развиваться вне канала столона углубления, вследствие чего цепочки остатков луковиц либо вообще не образуются, либо количество остатков луковиц в них сокращается до 1—3 (рис. 1, *2а*). Однако и в этих случаях характер морфогенеза не имеет принципиальных отличий от описанного выше и вегетативного размножения не наблюдается. Онтоморфогенез *T. scythica* идентичен отмеченному в литературе для некоторых других видов секции *Eriostemones* (*T. patens*, *T. biflora* и др.), а также многих видов секции *Tulipa* (Бочанцева, 1962; Данилова, Силина, 1962).

В природных популяциях *T. scythica* обычно наряду с растениями, вполне соответствующими описанию этого вида, встречаются также экземпляры с признаками *T. ophiophylla* и *T. graniticola* и всем спектром переходных между ними признаков. Онтоморфогенез всех этих форм (по крайней мере, на Южном Урале) в общих чертах сходен и не обнаруживает отчетливой связи с размерными признаками. Кроме того, подобный же характер изменчивости наблюдается у чрезвычайно близкого *T. patens*. Как показали наши опыты в культуре, у растений, происходящих из одного и того же местообитания, на разных субстратах и на разных стадиях онтогенеза отмечаются признаки, свойственные разным таксонам, описанным Зозом и Клоковым (1935) (рис. 1). Согласно тексту первоописания *T. scythica*, для этого вида характерны почти прямые, косо вверх направленные листья и наличие вертикальных цепочек остатков луковиц у генеративных особей, а для *T. ophiophylla* — обычно дуговидно изогнутые или извилистые, резко отогнутые от цветоноса листья и отсутствие цепочек остатков луковиц (но замещающие луковицы могут, как и у первого таксона, формироваться книзу от старой — Зоз, Клоков, 1935: рис. 3). По нашим наблюдениям, описанию *T. scythica* вполне соответствуют молодые, а *T. ophiophylla* — средневозрастные и старые генеративные растения на плотных грунтах (рис. 1, *1а*). При переносе в культуру на более рыхлые и влажные субстраты молодых генеративных особей, имевших в исходной природной популяции (Губерлинские горы) облик *T. scythica*, они в течение нескольких сезонов приобретают признаки, приводимые для *T. graniticola* (рис. 1, *2а*): более высокие цветоносы, слегка изогнутые листья, более крупные луковицы и цветки. Растения, выращенные в культуре на рыхлых субстратах из семян исходных образцов, соответствующих *T. scythica* s. str., также имеют облик *T. graniticola*. Поэтому *T. ophiophylla* и *T. graniticola* принимаются нами за синонимы *T. scythica*, хотя для окончательного решения вопроса об их таксономическом статусе требуется сравнительное изучение онтоморфогенеза образцов из их классических местонахождений.

2. *T. patens* Agardh ex Schult. et Schult. fil. 1829, Syst. Veg. 7, 1 : 384. — *T. tricolor* Ledeb. 1830, Fl. Alt. 2 : 33. — *T. sylvestris* L. var. *tricolor* Ledeb. 1853, Fl. Ross. 4 : 136, p. max. p. — *T. samarica* Klok. et Zoz, 1935, Тр. Н.-д. інст. бот. Харк. держ. унів. 1 : 65, nom. prov.

Тип: «In Sibiria» (Schult. et Schult. fil., l. c.).

2n = 24 (Казахстан, г. Семипалатинск, окрестности с. Бобровки — Бочанцева, 1962).

T. patens по особенностям онтоморфогенеза (рис. 1) и габитуальным признакам, за исключением окраски цветков, а также по эколого-фитоценотической приуроченности не имеет существенных отличий от *T. scythica*, рассмотренного выше. *T. patens* в природе не размножается вегетативно, лишь в условиях культуры иногда наблюдается образование в пазухах запасающих чешуй луковиц-деток, но формирования луковиц на плагиотропных столонах не отмечается (Данилова, Силина, 1962). *T. patens* распространен главным образом в степной зоне Восточного Казахстана и Западной Сибири и является викарирующим видом по отношению к *T. scythica*, хотя их ареалы несколько перекрываются (на Южном Урале и в Северном Казахстане). Талиев (1930) отмечает, что на контакте ареалов *T. patens* и *T. scythica* (= *T. praebiebersteiniana* Taliev nom. prov.) встречаются смешанные популяции и эти таксоны производят впечатление цветовых вариаций одного вида. На Южном Урале *T. patens* известен из 6—7 местонахождений, подтвержденных достоверными гербарными экземплярами из просмотренных нами коллекций, а также результатами собственных полевых исследований. Малочисленность гербарных сборов этого вида обусловлена ранними сроками цветения и сходством с *T. scythica*, от которого *T. patens* отличается только во время цветения.

Многие экземпляры в просмотренных нами гербарных коллекциях, определенные как *T. patens*, в действительности должны быть отнесены к розовоцветковой форме *T. biebersteiniana*, рассматриваемой ниже. Вероятно, к ней же относится бóльшая часть указаний *T. patens* для Восточной Европы (Федченко, 1929; Мордак, 1979).

В то же время признаки части растений, описанных Зозом и Клоковым (1935) как *T. quercetorum* Klok. et Zoz var. *tricolor* Klok. et Zoz (экземпляр из окрестностей г. Новомосковска на р. Самаре — притоке Днепра, Днепропетровская обл.), соответствуют таковым *T. patens* (наличие вертикальных цепочек остатков луковиц), из чего следует, что единичные разрозненные популяции этого вида все же встречаются к западу от основного ареала.

II. *T.* aggr. *sylvestris* L.

Включает следующие виды: центрально-средиземноморский (но натурализовавшийся по всей Западной и Центральной Европе, а по предположению Талиева (1930), и возникший в культурных ландшафтах) *T. sylvestris*, для которого приводятся триплоидное (2n = 36) (Grey-Wilson, Matthews, 1980) и тетраплоидное (2n = 48) (Бочанцева, 1962) числа хромосом; диплоидный (2n = 24) средиземноморский *T. australis* Link, некоторыми авторами объединяемый с *T. biebersteiniana* (Grey-Wilson, Matthews, 1980); ряд локальных рас, близкородственных *T. australis*: *T. celsiana* (DC.) Redouté (Испания, Марокко), *T. grisebachiana* Pantoc. (Герцеговина), *T. urumoffii* Hayek (Болгария), *T. urumiensis* Stapf (северо-западный Иран); диплоидный восточноевропейский (заходящий также на Кавказ и в Казахстан) *T. biebersteiniana* и описываемый ниже триплоидный *T. riparia* sp. nov., эндемичный для Южного Урала.

3. *T. biebersteiniana* Schult. et Schult. fil. 1829, Syst. Veg. 7, 1 : 382. — *T. valerii* Klok. et Zoz, 1935, Тр. Н.-д. інст. бот. Харк. держ. унів. 1 : 63, 72, sp. coll., nom. illeg. — *T. quercetorum* Klok. et Zoz,[4] цит. соч. : 63, 72; Бордз. II 1950, Фл. УРСР, 3 : 166; он же, XI 1950, Визн. росл. УРСР : 755. — *T. biebersteiniana* var. *nemoralis* Janisch., 1934, Сов. бот. 3 : 78, nom. nud. — ? *T. hypanica* Klok. et Zoz,[5] цит. соч. : 66, 72; Бордз. II 1950, цит. соч. : 168; он же, XI 1950, цит. соч. : 756.

Тип: «Ex Caucaso, F. A. Marschall a. Bieberstein» (LE!).

2n = 24 (Бочанцева, 1962).

Вид широко распространен в лесостепной и степной зонах Южного Урала и Приуралья, на севере достигает приблизительно 54° с. ш., на юге заходит в пределы Северного Казахстана.

В 1-й год жизни развитие проростка *T. biebersteiniana* не имеет существенных отличий от описанного для *T. scythica*. Проросток формирует обладающий геотропически положительным ростом столон углубления, несущий на конце почку, из которой образуется первичная луковица. В последующие годы жизни (до первого цветения) у *T. biebersteiniana* направление роста столонов изменяется на плагиотропное (хотя способ их формирования остается прежним), а их длина значительно возрастает (иногда до 20 см — рис. 2, *1а*). В пазухе запасающей чешуи (единственной или нижней из 2 у наиболее крупных луковиц) прегенеративных растений *T. biebersteiniana* имеется хорошо развитая почка, из которой ежегодно образуется замещающая луковица. Таким образом, прегенеративные (а также нецветущие генеративные) особи *T. biebersteiniana* ежегодно образуют по 2 луковицы примерно одинаковых размеров: замещающую в пазухе запасающей чешуи и вегетативную на конце столона удаления. Достигшие генеративного возраста растения *T. biebersteiniana* лишь в отдельные годы развивают цветоносы, а чаще продолжают вегетативно размножаться, не отличаясь по облику от более крупных прегенеративных особей (их луковицы имеют по 2 запасающие чешуи). У цветущих растений замещающая луковица развивается внутри материнской у основания цветоноса, а столоны удаления с вегетативными луковичками не образуются. Таким образом, цветущие растения *T. biebersteiniana* обычно не размножаются вегетативно и по характеру возобновления не отличаются от особей *T. scythica*, находящихся в том же возрастном состоянии. С формированием луковиц на плагиотропных столонах удаления связаны характерное для *T. biebersteiniana* наклонное расположение луковиц и их более вытянутая форма, а также отсутствие вертикальных цепочек оболочек отмерших луковиц предыдущих годичных циклов (на всех стадиях онтогенеза и на любых субстратах, как в природных местообитаниях, так и в культуре).

---

[4] Тип *T. quercetorum*: «Ukraina, Dnepropetrowsk distr., in querceto prope opp. Novomoskowsk, 19 IV 1930. M. Klokov» (Зоз, Клоков, 1935).

[5] Тип *T. hypanica*: «Ukraina meridionalis, in decliviis steppaceis ad fl. Inhul prope opp. Nikolaew. 22 IV 1928, P. Opperman» (Зоз, Клоков, 1935).

T. biebersteiniana был описан с Северного Кавказа как мелкоцветковая раса из родства *T. sylvestris*, замещающая этот последний вид в Восточной Европе и на Кавказе. Текст первоописания («in hortis et vineis ad fl. Terek inter Mosdok et Kisljar») ясно указывает на приуроченность вида к относительно увлажненным и затененным местообитаниям. Виденный нами тип *T. biebersteiniana* (LE) представляет собой крупный (около 50 см выс.) экземпляр с прямыми, косо вверх направленными, относительно широкими (около 10 мм) листьями и должен быть отнесен к мезофильной лугово-лесной расе (Введенский, 1935), способной к вегетативному размножению. В работе Зоза и Клокова (1935) в составе «сборного вида» *T. valerii* sp. coll. (по нашему мнению, являющегося синонимом *T. biebersteiniana*) ими выделялся лишь один вид — *T. quercetorum*. В настоящее время *T. quercetorum* иногда рассматривается как широколистная и крупноцветковая форма *T. biebersteiniana*. Однако авторами *T, quercetorum* к этому виду были отнесены все растения из лесостепной зоны Украины, отличающиеся продолговато-яйцевидной формой луковиц и их мягкими светлоокрашенными оболочками независимо от размеров листьев и цветков. В составе данного вида ими различались как широколистная крупноцветковая (*T. quercetorum* f. *major*), так и узколистная мелкоцветковая (*T. quercetorum* f. *minor*) формы. Предпринятое нами сравнение гербарных образцов из разных частей ареала *T. biebersteiniana* не выявило каких-либо отчетливых закономерностей в географическом распределении морфологических признаков (в том числе на территории Украины), хотя по всему ареалу вида отмечаются образцы, резко различающиеся по размерам цветка, ширине листьев, высоте цветоносов. Более широколистные и крупноцветковые растения и более узколистные и мелкоцветковые, соответствующие f. *major* и f. *minor*, по нашим наблюдениям, встречаются совместно в одних и тех же местообитаниях и, по-видимому, не заслуживают какого-либо таксономического ранга. Так как Зоз и Клоков (1935) ошибочно считали *T. biebersteiniana* сборным видом, объединяющим степные расы *T. scythica* и *T. ophiophylla*, признаки, приводимые ими для различения *T. biebersteiniana* и *T. quercetorum*, в действительности отличают степные расы данного комплекса (*T.* aggr. *patens*) от лугово-лесных (*T.* aggr. *sylvestris*), а как было сказано выше, и *T. biebersteiniana*, и *T. quercetorum* относятся к последней группе. По нашему мнению, *T. quercetorum* является поздним синонимом *T. biebersteiniana* s. str.

Возможно, заслуживает ранга самостоятельного таксона *T. hypanica*. Авторы этого вида сближали его с *T. scythica* и *T. ophiophylla*, но указанные в первоописании характерные признаки: отсутствие четковидных цепочек остатков луковиц и наклонно расположенные вытянутые луковицы генеративных растений — указывают на сходство его по характеру онтоморфогенеза с *T. biebersteiniana* s. str., от которого он отличается более жесткими и темноокрашенными оболочками луковиц и очень узкими долями околоцветника. Нами в восточной части ареала *T. biebersteiniana* s. l. растения с такими признаками не наблюдались. Вероятно, *T. hypanica* распространен лишь в Западном Причерноморье, где произрастает на степных склонах и обнажениях известняков (Зоз, Клоков, 1935; Бордзіловський, 1950). Однако самостоятельность этого таксона требует подтверждения на более обширном материале из природных местообитаний, так как нельзя исключить его тождество со средиземноморским *T. australis*.

Своеобразным внутривидовым таксоном *T. biebersteiniana* s. str. является розовоцветковая форма, изредка встречающаяся в его популяциях по всему ареалу от Молдавии и Украины (Зоз, Клоков, 1935; Бордзіловський, 1950; Растительный..., 1986) до Урала. Единственным, действительно обнародованным названием этой разновидности является *T. quercetorum* var. *tricolor* Klok. et Zoz. Так как *T. quercetorum* рассматривается нами в качестве синонима *T. biebersteiniana* s. str., для розовоцветковой разновидности *T. biebersteiniana* предлагается новая комбинация.

3a. T. biebersteiniana Schult. et Schult. fil. var. tricolor (Klok. et Zoz) Knjasev, Kulikov et Philippov comb. nov. — *T. quercetorum* Klok. et Zoz var. *tricolor* Klok. et Zoz, 1935, Тр. Н.-д. інст. бот. Харк. держ. унів. : 72, p. p., non *T. tricolor* Ledeb. — *T. sylvestris* L. var. *niphontiana* Czern. 1859, Consp. plant. Charc. Ucr. : 64, N 1451, nom. nud. — *T. quercetorum* Klok. et Zoz var. *niphontiana* (Czern.) Klok. 1950, в Бордз., Визн. росл. УРСР : 755, comb. invalid. — *T. sylvestris* L. var. *tricolor* Ledeb. 1853, Fl. Ross. 4 : 136, p. min. p.

Тип: «Ukraina, Dnepropetrowsk distr., prope opp. Novomoskowsk, 19 IV 1930, M. Klokov» (Зоз, Клоков, 1935).

Зоз и Клоков (1935) указывали эту разновидность для окрестностей г. Луганска (сборы В. М. Черняева) и г. Новомосковска Днепропетровской обл. (сборы Клокова). В LE имеются ее экземпляры с Украины (окрестности городов Старобельска и Екатеринослава). Она известна также из Молдавии (близ с. Корнешты Унгенского р-на) (Растительный..., 1986). На Урале *T. biebersteiniana* var. *tricolor* отмечалась в долине р. Сакмары у г. Кувандык, на р. Уй близ г. Троицка и д. Осиповки и на р. Урал близ с. Кизильское (SVER), где доля ее в популяциях достигала 5—10 %.

Единственным отличием *T. biebersteiniana* var. *tricolor* от типовой разновидности, с которой она всегда встречается совместно, является розовая окраска листочков околоцветника с желтым пятном при основании. От *T. patens* розовоцветковый тюльпан Биберштейна хорошо отличается наличием плагиотропных столонов у нецветущих особей, способностью к вегетативному размножению, косо расположенными луковицами генеративных растений и отсутствием вертикальных цепочек остатков луковиц предыдущих лет. Кроме того, эти таксоны различаются по эколого-фитоценотической приуроченности и срокам цветения: розовоцветковая форма *T. biebersteiniana* произрастает (совместно с типовой желтоцветковой) в поймах рек — в зарослях кустарников и на лугах, а *T. patens* — в каменистых степях, на остепненных скалах и солонцах, в условиях гораздо более скудного увлажнения и сильной инсоляции, вследствие чего цветение его заканчивается на 7—10 дней раньше.

В бассейне р. Белая у *T. biebersteiniana* s. l. нами отмечена аномально высокая доля особей с розово-лиловыми цветками, составляющая на р. Юрюзань почти 100 % численности популяций, на реках Сим и Инзер — 50—75, на р. Зилим — 50, на р. Нугуш — 15—30, в среднем течении р. Белая — 5—10 %. Растения из этого района обладают и другими оригинальными особенностями, вследствие чего заслуживают, по нашему мнению, ранга самостоятельного вида.

4. T. riparia Knjasev, Kulikov et Philippov sp. nov. (sect. *Eriostemones*).

Bulbus solitarius, oblongo-ovatus, apice in collum longum curvatum productus, plus minusve declinatus, stolonibus longis plagiotropis formans. Bulbi squamae molles, rufescenti-brunnescentes, opacae, intus apice et basi appresse setosiusculae. Scapus basi ascendens, 20—60 cm alt., sub folio infimo 4—5 mm in diam. (3—4 mm in sicco). Folia caulina in numero 2—3, plus minusve recta, reclinata, caesiuscula, lanceolata, 13—22 cm lg., 10—20 mm lt. Folia radicalia individuorum adultorum non florentium late lanceolata, 15—24 cm lg., 20—28 mm lt. Flos semper solitarius, 6—8 cm in diam. in sicco. Petala basi ciliata, roseo-lilacina, prope basin lutea, 28—40 mm lg., externa lanceolata, 6—10 mm lt., interna elliptica, 8—22 mm lt. Antherae 8—10 mm lg. (3—5 mm in sicco), filamenta 7—13 mm lg., 2—3 mm lt. Capsula ignota. (Fig. 2, *2*). 2n = 36.

Typus: «RSSA Baschkiria, mons Jangantau ad ripam dextram fl. Jurjuzanj inter pag. Musatovo et Arkaulovo, in pratulis sub monte, 11 V 1985, M. Knjasev» (LE).

Affinitas. A *T. biebersteiniana* sterilitate, floribus majoribus, roseo-lilacinis vel luteis (var. *lutea*, vide infra) (nec luteis admodum raro roseis), foliis caulinis inferioribus latioribus, 10—20 mm lt. (nec 5—15 mm), foliis radicalibus individuorum adultorum non florentium 20—28 mm lt. (nec 10—20 mm), scapis altioribus et crassioribus, inferne 4—5 mm (nec 2—3 mm) in diam. et numero chromosomatum (2n = 36 nec 24) differt.

Habitat in pratis, fruticetis et marginibus silvarum in vallibus fluminum zonae silvaticae in declivi occidentali montium Ural Australis, in systemate fluminis Belaja (Agidelj).

Луковица одиночная, продолговато-яйцевидная, на верхушке вытянута в длинную изогнутую шейку, расположена более или менее наклонно, развивает длинные плагиотропные столоны. Оболочки луковиц мягкие, красновато-коричневые, матовые, изнутри у верхушки и при основании покрыты прижатыми щетинками. Цветонос в основании восходящий, 20—60 см выс., под нижним листом 4—5 мм в диам. (3—4 мм в высушенном состоянии). Стеблевые листья в числе 2—3, более или менее прямые, отклоненные, сизоватые, ланцетные, 13—22 см дл., 10—20 мм шир. Прикорневые листья нецветущих взрослых растений широколанцетные, 15—24 см дл., 20—28 мм шир. Цветок всегда одиночный, 6—8 см в диам. в высушенном состоянии (с расправленным околоцветником). Листочки околоцветника при основании реснитчатые, розово-лиловые, у основания желтые, 28—40 мм дл., наружные — ланцетные, 6—10 мм шир., внутренние — эллиптические, 8—22 мм шир. Пыльники 8—10 мм дл. (3—5 мм в сухом состоянии), тычиночные нити 7—13 мм дл., 2—3 мм шир. Коробочка неизвестна. (Рис. 2, *2*). 2n = 36.

Тип: «Башкирская АССР, гора Янгантау на правом берегу р. Юрюзань между с. Мусатово и с. Аркаулово, на лужках под горой, 11 V 1985, М. Князев» (LE).

Родство. Отличается от *T. biebersteiniana* стерильностью, более крупными цветками розово-лиловой или желтой (var. *lutea*, см. ниже) окраски (а не желтой, очень редко розовой), большей шириной нижнего стеблевого листа (10—20 мм, а не 5—15 мм), прикорневыми листьями нецветущих взрослых растений 20—28 мм (а не 10—20 мм) шир., более высокими и утолщенными цветоносами (внизу 4—5, а не 2—3 мм в диам.) и числом хромосом (2n = 36, а не 24).

Произрастает на лугах, в кустарниках и по опушкам лесов в долинах рек лесной зоны западного склона Южного Урала, в бассейне р. Белая (Агидель).

4a. *T. riparia* var. *riparia*. Преобладает в популяциях северной части ареала вида (реки Юрюзань, Сим, Аша, Инзер и др.).

4b. T. riparia var. lutea Knjasev, Kulikov et Philippov var. nov.

A var. *riparia* floribus luteis (nec roseo-lilacinis) differt.

Typus: «Prov. Tscheljabinsk, fl. Sim ca. 10—15 km supra opp. Sim, ad ripam sinistram aliquanto infra ostium fl. Tankal, 30 V 1985, M. Knjasev» (LE).

Отличается от типовой разновидности равномерно желтыми листочками околоцветника без пятна при основании.

Тип: «Челябинская обл., р. Сим около 10—15 км выше г. Сим, на левом берегу немного ниже устья р. Танкал, 30 V 1985, М. Князев» (LE).

Чаще встречается в южной части ареала (реки Белая, Нугуш).

Многолетние наблюдения в природе и культуре за *T. riparia* из разных участков бассейна р. Белой (реки Юрюзань, Сим, Инзер) в 1981—1999 гг. показали полную стерильность как розово-, так и желтоцветковых растений из этого района. Нами наблюдались заливные луга с популяциями тюльпана, насчитывавшими многие тысячи генеративных растений, а завязавшиеся плоды полностью отсутствовали. В культуре растения регулярно цветут, но не плодоносят ни при естественном, ни при искусственном опылении. Кариологическое исследование *T. riparia* (культивируемые растения, происходящие с рек Сим и Инзер) показало наличие у него триплоидного числа хромосом (2n = 36). Это сближает его с *T. sylvestris*, отличающимся, однако, еще более крупными размерами всех органов и способностью к вегетативному размножению в генеративном состоянии (Данилова, Силина, 1962). Примечательно, что среди западноевропейских и средиземноморских тюльпанов секции *Eriostemones* известны вполне аналогичные случаи возникновения стерильных триплоидных форм, размножающихся только вегетативным путем, например критский *T. saxatilis*, произошедший от *T. bakeri* A. D. Hall (Grey-Wilson, Matthews, 1980).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ТЮЛЬПАНОВ СЕКЦИИ *ERIOSTEMONES*, ВСТРЕЧАЮЩИХСЯ НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

1. Прегенеративные растения ежегодно развивают 2 новые луковицы: одну внутри оболочек старой, вторую на конце длинного (до 20 см) плагиотропного столона. Луковицы продолговато-яйцевидные, косо расположенные, с более или менее дуговидно изогнутой удлиненной шейкой; цветоносы при основании восходящие. Оболочки луковиц мягкие, матовые, светло-бурые. Стеблевые листья направлены косо вверх (рис. 2). Растения увлажненных местообитаний (дубравы, луга и кустарники в поймах рек, реже в степях на более увлажненных участках) . . . . *T.* aggr. *sylvestris* . . . 2.

+ Прегенеративные растения развивают только одну замещающую луковицу книзу от старой, плагиотропные столоны отсутствуют. Луковицы яйцевидные или почти шаровидные, вертикально расположенные, резко сужены в прямую шейку, с жесткими, блестящими, темно-бурыми оболочками. Цветоносы прямостоячие. Листья обычно резко отогнутые от цветоноса (рис. 1). Растения каменистых степей и солонцов . . . . 3.

2. Нижние стеблевые листья 1—2 см шир.; прикорневые листья взрослых нецветущих особей до 2—3 см шир.; цветоносы под нижним листом (3)4—5 мм в диам. Доли околоцветника 3—4 см дл., розовые с желтым пятном при основании или желтые; тычиночные нити при основании 2—3 мм шир. (рис. 2, 2). Плоды не образуются. 2n = 36. Растения бассейна р. Белой . . . . *T. riparia.*

+ Нижние стеблевые листья 0.5—1.5 см шир.; прикорневые листья взрослых нецветущих особей до 1—2 см шир.; цветоносы под нижним листом 2—3 мм в диам. Доли околоцветника 2.5—3.5 см дл., изнутри равномерно желтые (var. *biebersteiniana*), очень редко розовые с желтым пятном при основании (var. *tricolor*); тычиночные нити при основании 1.0—1.5 мм шир. (рис. 2, *1*). Растения образуют нормально развитые плоды. 2n = 24. Лесостепная и степная зоны . . . . *T. biebersteiniana.*

3. Оболочки луковиц с внутренней стороны по всей поверхности паутинисто-шерстистые. Листочки околоцветника изнутри беловатые с желтым пятном в основании, снаружи иногда лиловатые . . . . *T. biflora.*

+ Оболочки луковиц с внутренней стороны у верхушки и при основании опушены прижатыми прямыми волосками, в остальном голые. Листочки околоцветника желтые, розовые или беловатые . . . . *T.* aggr. *patens.* . . . 4.

4. Листочки околоцветника изнутри равномерно желтые, снаружи с широкой красноватой или зеленоватой полосой . . . . *T. scythica.*

+ Листочки околоцветника изнутри розовые или беловатые с желтым пятном при основании, снаружи с сетью лиловых жилок . . . . *T. patens.*

Благодарности

Авторы выражают искреннюю признательность Р. В. Камелину и И. Г. Левичеву за ценные замечания при написании данной статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бордзіловський Є. І. Лілійні — *Liliaceae* // Флора УРСР. Київ, 1950. Т. 3. С. 61—266.

Бочанцева З. П. Тюльпаны. Ташкент, 1962. 408 с.

Введенский А. И. Тюльпан — *Tulipa* L. // Флора СССР. М.; Л., 1935. Т. 4. С. 320—364.

Данилова М. Ф., Силина З. М. Формообразование у тюльпанов (*Tulipa* L.) в связи с активизацией пазушных меристем // Тр. БИН. АН СССР. Сер. 7. 1962. Вып. 5. С. 176—224.

Зоз И. Г., Клоков М. В. Нотатки про українську *T. biebersteiniana* s. ampl. // Тр. Н.-д. інст. бот. Харк. держ. унів. 1935. Т. 1. С. 61—74.

Мордак Е. В. Тюльпан — *Tulipa* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1979. Т. 4. С. 232—236.

Растительный мир Молдавии. Кн. 1. Лесные растения (сосудистые) / Т. С. Гейдеман, К. Р. Витко, А. И. Истратий и др. Кишинев, 1986. 296 с.

Смирнов П. А. Заметки по придонской флоре // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1972. Т. 77. Вып. 1. С. 115—127.

Талиев В. И. Процесс видообразования у рода *Tulipa* // Тр. по прикл. ботанике, селекции и генетике. 1930. Т. 24. № 2. С. 57—122.

Федченко Б. А. Tulipa L. — Тюльпан // Флора юго-востока европейской части СССР. Л., 1929. Вып. 3. С. 380—384. (Тр. ГБС. Т. 40. Вып. 3).

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПБ., 1995. 992 с.

Янишевский Д. Е. Из жизни тюльпанов на Нижней Волге // Сов. ботаника. 1934. № 3. С. 72—103.

Grey-Wilson C., Matthews V. A. Tulipa L. // Flora Europaea. Cambridge etc. 1980. Vol. 5. P. 28—31.

Heywood V. H. The species «aggregate» in theory and practice // Reg. Veg. 1963. Vol. 27. P. 26—37.

Ботанический сад УрО РАН
Екатеринбург

Получено 25 III 1999

SUMMARY

Tulipa biebersteiniana s. l. is represented at the eastern part of its area by two races that differ one from another in their morphogenesis and ability to propagate vegetatively. These races are deserved to be raised to the species rank, i. e. *T. biebersteiniana* s. str. and *T. scythica*. The latter is more closely related to *T. patens* (their flower colour is the only distinction between these species) than to *T. biebersteiniana* s. str. A number of tulips which were described as separate species by M. V. Klokov and I. G. Zoz (1935) are reduced to synonymy with *T. scythica* (*T. ophiophylla*, *T. graniticola*) and *T. biebersteiniana* s. str. (*T. quercetorum*) because their differences are all due to their age states or growth in different habitat. A distinct race of *T. biebersteiniana* s. l. complex occurs in the basin of the river Belaya at the South Urals. It is characterized by large size, sterility, and high frequency of pink-flowered plants in the populations as well as by their triploid chromosome number (2n = 36). This race is described as a new species, *T. riparia* sp. nov.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.29

© Е. Э. Мучник, Г. П. Урбанавичюс

НАХОДКА *LEPTOGIUM SCHRADERI* (*COLLEMATACEAE*, *LICHENES*) В РОССИИ

E. E. MUCHNIK, G. P. URBANAVICHUS. A RECORD OF *LEPTOGIUM SCHRADERI* (*COLLEMATACEAE*, *LICHENES*) IN RUSSIA

Приведены данные о новом для России виде лишайника *Leptogium schraderi* из Белгородской обл. (Центральное Черноземье).

Ключевые слова: флористика, лишайники, *Leptogium schraderi*, Белгородская обл.

При просмотре коллекции лишайников, собранных Е. Э. Мучник в Белгородской обл., Г. П. Урбанавичюсом был определен редкий в Европе и неизвестный до этого в России *Leptogium schraderi* (Bern.) Nyl. Приводим описание редкого вида согласно B. J. Coppins, O. W. Purvis (1992).

Leptogium schraderi (Bernh.) Nyl. — Acta Soc. Linn. Bordeaux 21 : 272 (1856). — *Lichen schraderi* Bernh., J. Bot. 1. : 22 (1799). — Лептогиум Шредера.

Таллом мелкокустисто-коралловидный, едва заметный невооруженным глазом, до 5—7 мм выс., состоит из вертикально ориентированных, ветвящихся лопастей, формирует компактные мелкокустистые пучки или подушечки неправильной формы до 8—15 мм в диам.; лопасти мелкие, (0.1)0.3—0.4(0.6) мм шир., 2—5 мм выс., цилиндрические, округло-вальковатые, часто пальчато-разветвленные от основания, суживающиеся к концам, насквозь параплектенхимные, сердцевина состоит из рыхло переплетенных нитей *Nostoc*; поверхность лопастей блестящая, в сухом состоянии темно-коричневая, очень сильно мелкоямчатая или сморщенная, иногда встречаются шаровидные изидии.

Апотеции встречаются редко, почти конечные, диск до 1.5 мм в диам., поры 23—33 × 10—14 мкм.

Обычно произрастает в открытых освещенных местообитаниях на карбонатной почве вместе со мхами, в дернинках высших кальцефильных растений, очень редко на старых разрушенных бетонных сооружениях.

Распространение: Европа: Швеция (южные провинции), Эстония (о-в Сааремаа), Дания, Великобритания, Ирландия, Германия, Швейцария, Австрия, Португалия.

Имеет центральноевропейско-средиземноморское распространение (Jørgensen, 1994).

Россия — Белгородская обл., Алексеевский р-н, у пос. Алексеевка, памятник природы «Меловая гора», 1 IV 2000, Е. Мучник, № 26040 (LE).

Произрастал лишайник на меловой корке между дернинок зеленых мхов в кальцефитно-петрофитных степных группировках (иссопниках) на территории небольшого (около 2 га) памятника природы «Меловая гора». Вместе с этим видом отмечены другие кальцефильные виды лишайников — *Collema minor* (Pakh.) Tomin, *Tonina sedifolia* (Scop.) Timdal, *T.* cf. *taurica* (Szat.) Oxner и др.

В России вид может быть распространен более широко в Центрально-Черноземном, Поволжском, Северокавказском регионах. Существуют морфологически довольно близкие к *Leptogium schraderi* мелкокустистые виды *L. massiliense* Nyl. (таллом округло-веерообразный) и *L. teretiusculum* (Wallr.) Arnold. (лопасти ровные и гладкие).

Встречаются промежуточные формы *Leptogium schraderi*, сходные со слаборазвитыми экземплярами *L. turgidum* (Ach.) Crombie (отличие последнего в более плоской неправильной форме лопастей, вздутых на концах, и наличии часто более многочисленных, неравномерно/нерегулярно расположенных шаровидных изидий).

Благодарности

Авторы глубоко признательны Н. С. Голубковой за предоставленную возможность работать с литературой и гербарием.

Работа осуществлялась при поддержке гранта Санкт-Петербургского государственного университета (проект № 97-0-10.0-22).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Jørgensen P. M. Further notes on European taxa of the lichen genus *Leptogium*, with emphasis on the small species // Lichenologist. 1994. Vol. 26. P. 1—29.

Coppins B. J., *Purvis O. W.* *Leptogium* (Ach.) Gray // The lichen flora of Great Britain and Ireland. London, 1992. P. 350—356.

Воронежский государственный университет
Байкальский заповедник
пос. Танхай, Республика Бурятия

Получено 26 VI 2000

SUMMARY

The data on a new of lichen species *Leptogium schraderi* (Bernh.) Nyl. recorded in Russia (Belgorod region, Central Chernozeme) are given. The differences from *L. massiliense* Nyl. and *L. teretiusculum* (Wallr.) Arnold. are shown.

УДК 582.31 (282.247.13)

Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 3

© Б. Ю. Тетерюк, В. А. Канев

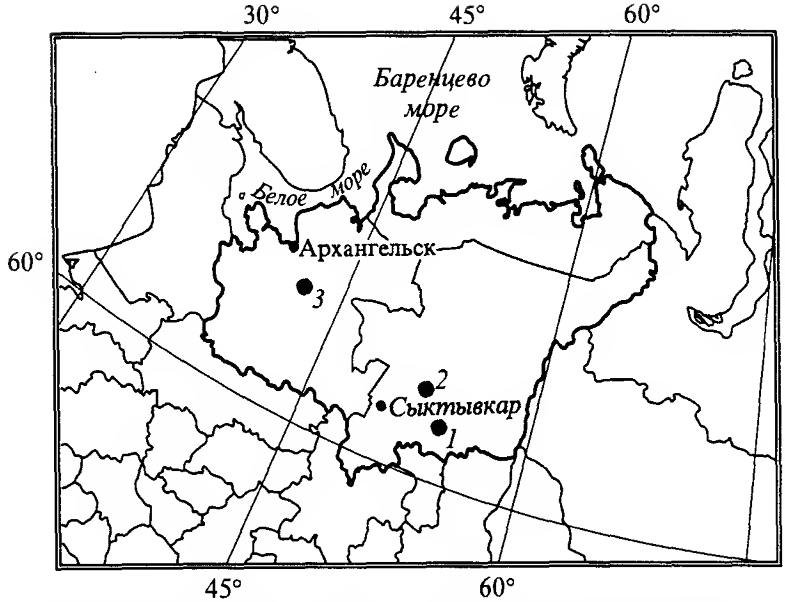
НОВЫЕ СВЕДЕНИЯ О РАСПРОСТРАНЕНИИ *ISOËTES SETACEA* (*ISOËTACEAE*) НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

B. Yu. TETERYUK, V. A. KANEV. NEW DATA ON THE *ISOËTES SETACEA* (*ISOËTACEAE*) DISTRIBUTION IN THE NORTH-EASTERN PART OF EUROPEAN RUSSIA

Сообщаются новые сведения о местонахождении редкого для флоры России вида разноспорового растения — полушника щетинистого (*Isoëtes setacea*), обнаруженного на территории Мезенско-Вычегодской равнины. Приводятся краткие характеристики и меры по сохранению его местообитаний.

Ключевые слова: флористические находки, *Isoëtes setacea*.

На территории северо-востока европейской части России (Архангельская обл. с Ненецким национальным округом и Республика Коми), согласно флористическим сводкам (Флора..., 1974а, б), произрастают 2 вида рода *Isoëtes* — *Isoëtes lacustris* L. и *I. setacea* Durieu. При этом сборов, документирующих присутствие *I. lacustris*, нет. Наличие вида во флоре региона подтверждается лишь литературными сведениями (Перфильев, 1934). Распространение на данной территории *I. setacea* подтверждено



Местонахождения *Isoëtes setacea* на северо-востоке европейской части России.
1 — оз. Средний Кадам, *2* — оз. Синдорское, *3* — Сийские озера (сборы Г. Г. Постоваловой).

гербарными сборами Г. Г. Постоваловой 1965 г. из озер близ д. Сии (Архангельская обл. Холмогорский р-н) (см. рисунок). Сборы хранятся в гербарии Института биологии Коми Научного центра Уральского отделения Российской академии наук (Институт биологии Коми НЦ УрО РАН) (SYKO). Это единственное до настоящего времени место сбора на данной территории полушника шиповатого — растения, занесенного в Красные книги России (1988), Архангельской обл. (1995), Карелии (1995), Среднего Урала (1996) и др.

В июле 2000 г. при ботаническом обследовании реликтовых озер Мезенско-Вычегодской равнины были выявлены новые местонахождения *Isoëtes setacea* на северо-востоке европейской части России (см. рисунок). Гербарные образцы данных сборов хранятся в гербарии Института биологии Коми НЦ УрО РАН (SYKO) и Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE).

1. Оз. Средний Кадам (Республика Коми, Усть-Куломский р-н. 11 км на юго-запад от с. Дон).

Растительное сообщество, в состав которого входит полушник, представляет собой монодоминантный ценоз с редким включением водного мха *Warnstorfia exannulata* (Guemb. in B. S. G.) Loeske.

2. Оз. Синдорское (Республика Коми, Княжпогостский р-н, 12 км на юго-юго-запад от пос. Синдор), северо-восточный берег озера (протяженность около 10 км) и по берегам ряда больших и малых островов — Прокушев, Солдатский, Голодный и др. Обнаружен не только под водой, но отмечено его присутствие и на участках, освободившихся от воды после сезонного падения ее уровня в озере.

Произрастает в составе сообществ ситнягово-тростниковой ассоциации (Phragmitetum eliocharosum). Как правило, в составе сообществ принимают участие *Persicaria amphibia* (L.) S. F. Gray, *Potamogeton gramineus* L. и *Scolochloa festucacea* (Willd.) Link.

В связи с нарастающим антропогенным воздействием на природные гидроэкосистемы, сопровождающимся процессами евтрофикации водоемов, происходит сокращение числа местообитаний, пригодных для произрастания *Isoëtes setacea*. Необходимо принятие срочных мер по выявлению и охране его местообитаний: 1) внести

Isoëtes setacea в Список редких и охраняемых растений на территории Республики Коми; 2) включить в состав комплексного заказника «Синдорский» акваторию оз. Синдорского (в настоящий момент статус особо охраняемой природной территории имеют только земли, прилегающие к озеру по периметру (11 тыс. га), где сохраняются природные условия для обитания и воспроизводства охотничье-промысловой фауны); 3) на оз. Средний Кадам организовать флористический заказник, включив в его состав акваторию озера с прилегающей околоводной (водоохранной) зоной.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Красная книга Архангельской области (редкие и охраняемые виды растений и животных). Архангельск, 1995. 330 с.

Красная книга Карелии. Петрозаводск, 1995. 286 с.

Красная книга Среднего Урала. Екатеринбург, 1996. 278 с.

Красная книга РСФСР. Т. 2. Растения. М., 1988. 590 с.

Перфильев И. А. Флора Северного края. Ч. 1. Архангельск, 1934. 160 с.

Флора европейской части СССР. Т. 1. Л., 1974а. 404 с.

Флора северо-востока европейской части СССР. Т. I. Семейства *Polypodiaceae—Gramineae*. Л., 1974б. 275 с.

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
Сыктывкар

Получено 7 IX 2000

SUMMARY

New finding of a rare for Russian flora heterosporous plant *Isoëtes setacea* (*Isoëtaceae*) is recorded on Mezen-Vychegda plain. Brief characteristics of its habitats and recommendations of its conservation are given.

УДК 581.9 (471.51)

Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 3

© О. А. Капитонова

НАХОДКА *LEMNA TURIONIFERA* (*LEMNACEAE*) В УДМУРТИИ

O. A. KAPITONOVA. THE FINDING OF *LEMNA TURIONIFERA* (*LEMNACEAE*) IN UDMURTIA

Приведены сведения о находке *Lemna turionifera* на территории Удмуртской республики и диагностические признаки для идентификации данного вида.

Ключевые слова: флористические находки, *Lemna turionifera*, Удмуртия.

Ряска *Lemna turionifera* Landolt была описана в 1975 г. и достаточно хорошо изучена в Западной Европе и Северной Америке (Landolt, 1986). Согласно E. Landolt (1986), современный ареал вида находится в пределах Голарктической области, где он произрастает в различных типах внутриконтинентальных водоемов. Несмотря на широкий ареал, характер распространения вида на территории России до конца не выяснен.

В Европейской России известно лишь одно достоверное местонахождение вида на территории Башкортостана (Landolt, 1986). В последних работах по региональным флорам востока Европейской России данные о находках этого таксона отсутствуют (Определитель..., 1988, 1994; Баранова и др., 1992; Овеснов, 1997, и др.). Не приводится он также в сводке по флоре водоемов Волжского бассейна (Лисицына и др., 1993).

В связи с этим особый интерес представляет находка *L. turionifera* на территории Удмуртской республики в следующих 3 пунктах.

1. Глазовский р-н, окрестности пос. Качкашур (58° 05′ с. ш., 52° 45′ в. д.), старица р. Сепыч, 22 VI 1995. Вид произрастал здесь совместно с *Lemna minor* L., *L. trisulca* L., *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid., *Potamogeton lucens* L., *P. friesii* Rupr., *Hydrocharis morsus-ranae* L., *Hippuris vulgaris* L.

2. Ижевск, лужа на правом берегу р. Иж в районе устья р. Позимь (56° 48′ с. ш., 53° 13′ в. д.), 18 VII 1996. Доминировали здесь *Typha latifolia* L., *Ceratophyllum demersum* L., *Lemna minor*, *Potamogeton berchtoldii* Fieb.

3. Ижевск, верховья Ижевского водохранилища (56° 35′ с. ш., 53° 05′ в. д.). 21 VIII 1998. Здесь ряска произрастала совместно с *Typha angustifolia* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Potamogeton lucens*.

Собранный материал хранится в гербарном фонде Национального музея Удмуртской республики. Дублетные экземпляры переданы в Удмуртский государственный университет в г. Ижевске (Россия), Геоботанический институт в г. Цюрихе (Швейцария) и Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE) в Санкт-Петербурге.

Во всех пунктах сбора рассматриваемый вид был немногочислен, произрастал группами по 3—5 фрондов среди зарослей других видов макрофитов. Учитывая экологическую пластичность вида, а также отсутствие определенной фитоценотической приуроченности, можно предполагать более широкий характер распространения его на территории Удмуртии. Дальнейшие находки *Lemna turionifera* позволят уточнить статус данного вида в регионе.

Возможно, отсутствие находок *L. turionifera* в Европейской России связано с тем, что вид морфологически сходен с *L. minor*. Надежными диагностическими признаками при идентификации *L. turionifera* являются наличие антоциана, особенно хорошо заметного на нижней поверхности листеца у его базальной части, ряд хорошо заметных папилл по срединному гребню на верхней поверхности фронда и способность образовывать зимующие почки — турионы (Landolt, 1986).

Благодарности

Автор выражает глубокую благодарность профессору E. Landolt (Швейцария) и профессору W. P. Armstrong (США) за помощь, оказанную при идентификации вида.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранова О. Г., Ильминских Н. Г., Пузырев А. Н., Туганаев В. В. Конспект флоры Удмуртии. Ижевск, 1992. 141 с.

Лисицына Л. И., Папченков В. Г., Артеменко В. И. Флора водоемов Волжского бассейна / Определитель цветковых растений. СПб., 1993. 220 с.

Овеснов С. А. Конспект флоры Пермской области. Пермь, 1997. 252 с.

Определитель высших растений Башкирской АССР. М., 1988. 315 с.

Определитель сосудистых растений Среднего Урала / П. Л. Горчаковский и др. М., 1994. 525 с.

Landolt E. The family of *Lemnaceae* — a monographic study // Veröff. Geobot. Inst. Stiftung Rübel. H. 71. Zürich, 1986. 572 S.

Национальный музей Удмуртской республики
Ижевск

Получено 31 V 1999

SUMMARY

Lemna turionifera (*Lemnaceae*) is recorded in Udmurtia. Diagnostic characteristics of the species are given.

УДК 581.9 (925.17)

Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 3

© Е. А. Чубарь, В. А. Недолужко

ДОПОЛНЕНИЕ К ФЛОРЕ ОСТРОВОВ ЗАЛИВА ПЕТРА ВЕЛИКОГО (ЯПОНСКОЕ МОРЕ)

E. A. TCHUBAR, V. A. NEDOLUZHKO. A SUPPLEMENT TO THE FLORA OF ISLANDS OF THE PETER THE GREAT BAY (THE SEA OF JAPAN)

Приведены новые данные о составе флоры островов залива Петра Великого Японского моря.

Ключевые слова: сосудистые растения, острова, Японское море.

Вслед за коллективной монографией (Пробатова и др., 1998), подведшей итоги почти 150-летних исследований флоры островов залива Петра Великого и охватившей 1162 вида сосудистых растений, появились новые сведения о распространении видов, как уже отмеченных для островов, так и не указывавшихся для них ранее. Особенно обширен список новинок для самого крупного из островов, о-ва Русского, в настоящее время он насчитывает ровно 300 видов. Сведения о некоторых флористических находках были уже опубликованы (Чубарь, 1998а, б; Недолужко, Денисов, 1999; Недолужко и др., 1999; Горовой и др., 1999). Не вошел в сводку ряд сборов, хранящихся в центральных и региональных гербариях. Островные флоры характеризуются уникальным для России видовым разнообразием сосудистых растений, поэтому приводим новые данные в дополнение к флоре ряда островов.

Aceraceae

Acer negundo L. — О-в Попова, пос. Старка, посадки у здания ТИНРО, 20 V 1999, Е. Чубарь (гербарий Дальневосточного государственного морского заповедника (ДВГМЗ)); о-в Елены, одичавшее у заброшенных строений, 6 VII 1999, В. Недолужко, Н. Денисов (гербарий Ботанического сада-института ДВО РАН (БСИ)).

Actinidiaceae

Actinidia arguta (Siebold et Zucc.) Planch. ex Miq. — О-в Герасимова, 22 V 1914, А. Черский, Н. Стояновская (LE); о-в Сидорова, они же (LE). Был известен с островов Аскольд, Большой Пелис, Гильдебрандта, Дурново, Матвеева, Попова, Рикорда, Русский, Стенина, Фальшивый (мыс Островок Фальшивый), Фуругельма.

Adiantaceae

Adiantum pedatum L. — О-в Стенина, юго-западный склон, кленово-липовый лес с грабом, 7 VI 1996, Е. Чубарь (гербарий ДВГМЗ). Был известен с островов Аскольд, Большой Пелис, Де-Ливрона, Дурново, Матвеева, Попова, Путятина, Рикорда.

Alliaceae

Allium anisopodium Ledeb. — О-в Попова, обрывистый морской берег, 15 VIII 1928, М. Гришко (LE). Был известен с о-ва Матвеева. Лишь недавно найден на о-ве Русский (Недолужко, Денисов, 1999).

Amaranthaceae

Amaranthus blitum L. — О-в Путятина, по западному морскому побережью, 21 IX 1913, А. Булавкина (LE). Был известен с о-ва Фуругельма, недавно указан для о-ва Русский (Недолужко, Денисов, 1999).

Apiaceae

Aegopodium alpestre Ledeb. — О-в Де-Ливрона, юго-восточная часть, кленово-липовый лес, 6 VI 1999, Е. Чубарь (гербарий ДВГМЗ). Был известен с островов Большой Пелис, Рикорда, Русский, Стенина.

Angelica cincta Boissieu. — О-в Путятина, 31 V 1913, А. Булавкина (LE). Был известен с островов Аскольд, Попова, Рикорда, Стенина, Фуругельма.

Anthriscus sylvestris (L.) Hoffm. — О-в Гильдебрандта, 9 V 1914, А. Черский, Н. Стояновская (LE). Был известен с островов Аскольд, Большой Пелис, Де-Ливрона, Дурново, Клыкова, Матвеева, Путятина, Рейнеке, Рикорда, Скребцова, Стенина, Фальшивый, Фуругельма.

Cicuta virosa L. — О-в Путятина, 9 VI 1913, А. Булавкина (LE). Был известен с островов Аскольд, Большой Пелис, Попова, Рикорда, Стенина, Фуругельма.

Kitagawia litoralis (Worosch. et Gorovoi) M. Pimen. (*Peucedanum litorale* Worosch. et Gorovoi). — Мыс Островок Фальшивый, берег Японского моря, 26 VIII 1959, Е. Победимова, Г. Коновалова (LE); о-в Попова, мыс Проходной, 17 VIII 1998, Е. Чубарь (гербарий ДВГМЗ). Был известен с островов Большой Пелис, Де-Ливрона, Матвеева, Рикорда, Фуругельма, кекуров Кентавр, 1-й и 3-й Камни Матвеева.

K. terebinthacea (Fisch. ex Spreng.) M. Pimen. (*Peucedanum deltoideum* Makino et Yabe; *P. formosanum* auct.). — О-в Дурново, разнотравно-полынный луг под тригопунктом, 30 V 1995, Е. Чубарь (гербарий ДВГМЗ); о-в Стенина, останцевый массив, в зарослях леспедецы, 18 VIII 1996, она же (гербарий ДВГМЗ). Был известен с островов Аскольд, Большой Пелис, Матвеева, Попова, Путятина, Рейнеке, Рикорда, Фуругельма.

Sanicula chinensis Bunge. — О-в Попова, смешанный широколиственный лес над музеем, 30 VIII 1985, Е. Чубарь (гербарий ДВГМЗ). Был известен с о-ва Большой Пелис. Недавно найден на о-ве Аскольд (Недолужко и др., 1999).

Araceae

Calla palustris L. — О-в Попова, бухта Угольная, русло ручья, 29 VII 1986, Е. Чубарь (гербарий ДВГМЗ). Был известен с островов Путятина, Рикорда, Русский.

Aspleniaceae

Camptosorus sibiricus Rups. — О-в—Путятина, скалистый склон по западному побережью острова, в тени, 1 VIII 1952, С. Черепанов (LE). Указывался для островов Большой Пелис, Рикорда, Русский.

Asteraceae

Cirsium coryletorum Kom. — О-в Стенина, склон над озером, сырой разнотравно-злаковый луг, 18 III 1996, Е. Чубарь (гербарий ДВГМЗ). Был известен с островов Большой Пелис, Фуругельма.

Kalimeris incisa (Fisch.) DC. (*Aster incisus* Fisch.). — О-в Попова, мыс Проходной, полынник разнотравно-злаковый, 7 IX 1998, Е. Чубарь (гербарий ДВГМЗ). Был известен с островов Аскольд, Большой Пелис, Рикорда, Русский, Фуругельма.

Saussurea maximowiczii Herd. — О-в Большой Пелис, северная часть, разнотравно-вейниковый луг, 23 VII 1999, Е. Чубарь (гербарий ДВГМЗ). Был известен с островов Попова, Русский, Стенина.

Sonchus oleraceus L. — О-в Большой Пелис, юго-западное побережье, скалы, 26 VII 1997, Е. Чубарь (гербарий ДВГМЗ). Был известен с островов Попова, Путятина, Рикорда, Русский.

Tripleurospermum tetragonospermum (Fr. Schmidt) Pobed. — О-в Фуругельма, берег моря, на песке, 28 IX 1922, И. Козлов (LE). Указывался для островов Попова, Путятина, Рикорда.

Turczaninowia fastigiata (Fisch.) DC. — О-в Попова, бухта Угольная, VIII 1993, В. Недолужко (БСИ). Был известен с островов Аскольд, Большой Пелис, Русский.

Athyriaceae

Cystopteris fragilis (L.) Bernh. — О-в Стенина, юго-восточная часть, на морском обрыве, скалы, 31 V 1999, Е. Чубарь (гербарий ДВГМЗ). Был известен с островов Аскольд, Гильдебрандта, Матвеева.

Boraginaceae

Trigonotis radicans (Turcz.) Stev. (*T. coreana* Nakai). — О-в Аскольд, 1903, Н. Пальчевский (LE). Был известен с островов Большой Пелис, Попова, Путятина, Рикорда, Стенина.

Caryophyllaceae

Melandrium firmum (Siebold. et Zucc.) Rohrb. — О-в Антипенко, 8 V 1914, А. Черский, Н. Стояновская (LE); о-в Де-Ливрона, 9 V 1914, они же (LE). Был известен с островов Аскольд, Большой Пелис, Попова, Путятина, Рикорда, Русский, Фуругельма.

Moehringia lateriflora (L.) Fenzl. — О-в Антипенко, 8 V 1914, А. Черский, Н. Стояновская (LE). Был известен с островов Аскольд, Большой Пелис, Де-Ливрона, Наумова, Попова, Путятина, Рейнеке, Рикорда, Русский, Стенина, Фуругельма.

Celastraceae

Euonymus maackii Rupr. — О-в Козлова, 16 V 1914, А. Черский, Н. Стояновская (LE); о-в Веры, западный склон, разнотравно-полынный луг, 26 VIII 1994, Е. Чубарь (гербарий ДВГМЗ). Был известен с островов Большой Пелис, Де-Ливрона, Матвеева, Попова, Рикорда, Стенина, Фуругельма.

Convallariaceae

Disporum smilacinum A. Gray (*D. viridescens* (Maxim.) Nakai). — О-ва Входные (ДВГМЗ, у п-ова Гамова), смешанный широколиственный лес, 7 VI 1999, Е. Чубарь (гербарий ДВГМЗ). Был известен с островов Большой Пелис, Попова. В последнее время обнаружен на о-ве Русский (Недолужко, Денисов, 1999).

Cyperaceae

Carex arnellii Christ. — О-в Аскольд, 12 VI 1906, Н. Пальчевский (LE). Был известен с островов Большой Пелис, Рикорда, Фуругельма. Недавно указан для о-ва Русский (Недолужко, Денисов, 1999).

C. callitrichos V. Krecz. — О-в Фуругельма, 17 IX 1922, И. Козлов (LE). Был известен с о-ва Аскольд.

C. campylorhina V. Krecz. — О-в Путятина, 29 V 1913, А. Булавкина (LE). Был известен с островов Большой Пелис, Матвеева, Попова, Стенина.

C. leucochlora Bunge. — О-в Большой Пелис, полынник тимьяново-разнотравный под тригопунктом, 24 VI 1996, Е. Чубарь; там же, западное побережье, опушка порослевого леса, на глинистых обнажениях, 24 VII 1999, она же (гербарий ДВГМЗ). Был известен с островов Путятина, Фуругельма.

C. longirostrata C. A. Mey. — О-в Попова, дорога от пос. Старка к пос. Рыбокомбината, широколиственный лес, 22 V 1999, Е. Чубарь (гербарий ДВГМЗ). Был известен с островов Большой Пелис, Путятина, Фуругельма.

C. maackii Maxim. — О-в Путятина, 29 V 1913, А. Булавкина (LE); о-в Фуругельма, 17 IX 1922, И. Козлов (LE). Для островов залива Петра Великого (о-в Русский) указан впервые лишь недавно (Недолужко, Денисов, 1999).

C. minuta Franch. — О-в Путятина, 4 VI 1913, А. Булавкина (LE); 7 VI 1913, оз. Елизаветы, она же (LE). Был известен с о-ва Фуругельма. Для о-ва Путятина указывался (Пробатова и др., 1998) со знаком вопроса.

C. scabrifolia Steud. — Мыс Островок Фальшивый, 26 VIII 1959, Е. Победимова, Г. Коновалова (LE). Был известен с о-ва Рикорда.

C. tenuiformis Lévl. et Vaniot. — О-в Путятина, 2 VI 1913, А. Булавкина (LE); о-в Стенина, смешанный широколиственный лес, останцевый массив, на скалах, 31 V 1999, Е. Чубарь (гербарий ДВГМЗ).

C. ussuriensis Kom. — О-в Попова, парковый дубняк по дороге к бухте Алексеева, 1 V 1987, Е. Чубарь (гербарий ДВГМЗ). Был известен с островов Аскольд, Большой Пелис, Стенина, Фуругельма.

Cyperus amuricus Maxim. — Мыс Островок Фальшивый, берег Японского моря, 26 VIII 1959, Е. Победимова, Г. Коновалова (LE). Был известен с о-ва Фуругельма.

Eleocharis palustris (L.) Roem. et Schult. — О-в Де-Ливрона, южное побережье, в устье ручья, 4 VI 1999, Е. Чубарь (гербарий ДВГМЗ). Был известен с островов Аскольд, Большой Пелис, Попова, Путятина, Русский.

E. tetraquetra Nees. — О-в Попова, 11 VIII 1928, М. Гришко (LE). Был известен с о-ва Путятина (Цвелев, 1986).

E. ussuriensis Zinserl. — О-в Попова, бухта Пограничная, болотистый луг, 26 VI 1985, Е. Чубарь (гербарий ДВГМЗ). Был известен с островов Большой Пелис, Путятина.

E. wichurae Boeck. — О-в Стенина, заболоченный тростниково-вейниковый луг, 17 VII 1997, Е. Чубарь (гербарий ДВГМЗ). Был известен с островов Аскольд, Попова, Путятина.

Eriophorum vaginatum L. — О-в Стенина, заболоченный тростниково-осоково-вейниковый луг, единично, 1 VI 1999, Е. Чубарь (гербарий ДВГМЗ). Новый вид для флоры островов залива Петра Великого.

Dennstaedtiaceae

Dennstaedtia wilfordii (Moore) Christ. — О-в Путятина, склон и по западному берегу Гусиного оз., в широколиственном лесу, в овражке, 1 VIII 1952, С. Черепанов (LE). Был известен с островов Большой Пелис, Дурново, Фуругельма.

Dryopteridaceae

Dryopteris crassirhizoma Nakai. — О-в Аскольд, северный склон сопки, 7 VIII 1929, Е. Карпова (гербарий Приморского государственного объединенного музея им. В. К. Арсеньева (ПМА)). Был известен с островов Большой Пелис, Гильдебрандта, Де-Ливрона, Дурново, Матвеева, Наумова, Попова, Рикорда, Стенина, Фальшивый, Фуругельма.

Euphorbiaceae

Euphorbia komaroviana Prokh. — О-в Попова, мыс Ликандера, на морском обрыве с восточной стороны, 13 V 1985, 29 VII 1987, Е. Чубарь (гербарий ДВГМЗ). Был известен с островов Большой Пелис, Гильдебрандта, Де-Ливрона, Дурново, Матвеева, Наумова, Путятина, Стенина, Фальшивый, Фуругельма.

Fabaceae

Astragalus uliginosus L. — О-в Попова, бухта Пограничная, галечный пляж, 7 VII 1987, Е. Чубарь, О. Лоенко (гербарий ДВГМЗ). Был известен с островов Аскольд, Путятина, Фальшивый, Фуругельма.

Caragana manshurica (Kom.) Kom. (*C. fruticosa* (Pall.) Bess.). — О-ва Входные, смешанный широколиственный лес, на каменистых склонах, 7 VI 1999, Е. Чубарь (гербарий ДВГМЗ). Был известен с о-ва Астафьева.

Fumariaceae

Corydalis buschii Nakai. — О-в Антипенко, 8 V 1914, А. Черский, Н. Стояновская (LE). Ранее указывался для островов Попова, Путятина.

C. remota Fisch. Ex Maxim. — О-в Антипенко, 8 V 1914, А. Черский, Н. Стояновская (LE). Был известен с островов Дурново, Матвеева, Наумова, Попова, Русский, Фуругельма.

C. repens Mandl et Muehld. — О-в Попова, мыс Проходной, смешанный широколиственный лес, 22 V 1999, Е. Чубарь (гербарий ДВГМЗ). Был известен с островов Русский, Фальшивый.

C. speciosa Maxim. — О-в Путятина, на песке, 31 V 1913, А. Булавкина (LE); там же, 1 V 1914, А. Черский, Н. Стояновская (LE). Ранее указывался для островов Аскольд, Русский.

C. ussuriensis Aparina. — Мыс Островок Фальшивый, 28 V 1968, В. Селедец (гербарий ДВГУ). Был известен с о-ва Гильдебрандта.

Geraniaceae

Geranium soboliferum Kom. — О-в Фуругельма, западное побережье, на сырых тростниково-вейниково-осоковых лугах, 17 VIII 1988, 4 IX 1999, Е. Чубарь (гербарий ДВГМЗ). Новый вид для флоры островов залива Петра Великого.

Juncaginaceae

Triglochin maritimum L. — Мыс Островок Фальшивый, 26 VIII 1959, Е. Победимова, Г. Коновалова (LE). Был известен с островов Попова, Путятина. Недавно указан для о-ва Русский (Недолужко, Денисов, 1999).

Lamiaceae

Prunella asiatica Nakai. — О-в Попова, мыс Ликандера, обочина дороги, 29 VII 1986, Е. Чубарь (гербарий ДВГМЗ). Был известен с островов Аскольд, Рейнеке, Русский.

Najadaceae

Najas major All. — О-в Путятина, оз. Гусиное, 8 VI 1995, ? (LE). Экземпляр представляет новый вид, род и семейство для флоры островов залива Петра Великого.

Orchidaceae

Cephalanthera longibracteata Blume. — О-в Большой Пелис, северная часть, смешанный широколиственный лес, 25 VII 1999, Е. Чубарь (гербарий ДВГМЗ). Был известен с о-ва Де-Ливрона.

Cypripedium × alascanum P. M. Br. — О-в Путятина, 29 V 1913, А. Булавкина (LE). Определение Л. А. Аверьянова, указывался как *C. guttatum* Sw.

Epipactis thunbergii A. Gray. — О-в Стенина, южное побережье, сырой разнотравно-вейниковый луг, 26 VII 1999, Е. Чубарь (гербарий ДВГМЗ). Указан недавно как новый вид для островов залива Петра Великого с о-ва Русский (Недолужко, Денисов, 1999).

Neottianthe cucullata (L.) Schlechter (*Gymnadenia cucullata* (L.) Rich.). — О-в Фуругельма, западное побережье, дубняк, 3 IX 1998, А. Кепель (гербарий ДВГМЗ). Был известен с о-вов Аскольд, Большой Пелис.

Spiranthes sinensis (Pers.) Ames. — О-в Попова, мыс Ликандера, разнотравный луг, 1 VIII 1985, Е. Чубарь (гербарий ДВГМЗ). Был известен с островов Аскольд, Большой Пелис, Де-Ливрона, Путятина, Рейнеке, Рикорда, Стенина, Фуругельма.

Tulotis ussuriensis (Regel et Maack) Hara. — О-в Попова, мыс Ликандера, смешанный широколиственный лес, 6 VIII 1987, Е. Чубарь (гербарий ДВГМЗ). Был известен с островов Аскольд, Большой Пелис, Русский, Фуругельма.

Poaceae

Calamagrostis chassanensis Probat. — О-в Фуругельма, окрестности бухты Северной, дубняк кустарниковый разнотравно-злаковый, 3 IX 1999, Е. Чубарь (гербарий ДВГМЗ). Новый вид для флоры островов залива Петра Великого.

Muhlenbergia japonica Steud. — О-в Большой Пелис, северная часть, ч. пихтово-широколиственный лес, 7 IX 1989, Е. Чубарь (гербарий ДВГМЗ). Был известен с островов Аскольд, Попова, Путятина, Рейнеке, Русский, Фуругельма.

Trisetum umbratile (Kitag.) Kitag. — О-в Путятина, на северном склоне горы, 14 VIII 1913, А. Булавкина (LE). Был известен с островов Аскольд, Попова, Рейнеке, Рикорда, Русский, Фуругельма.

Polygonaceae

Acetosa pratensis Mill. — О-в Аскольд, Н. Пальчевский (LE). Ранее указывался для островов Попова, Путятина, Рейнеке, Рикорда, Русский, Фуругельма.

Aconogonon jurii (A. Skvorts.) Holub. — О-в Попова, среди полынных зарослей на вершине сопки среди скал, 15 VIII 1928, М. Гришко (LE). Был известен с островов Аскольд, Большой Пелис, Матвеева, Путятина, Рикорда, Фуругельма.

Fallopia convolvulus (L.) A. Löve. — О-в Попова, морской берег, 15 VIII 1928, М. Гришко (LE). Был известен с островов Большой Пелис, Веры, Гильдебрандта, Де-Ливрона, Дурново, Матвеева, Путятина, Фуругельма.

Persicaria foliosa (Lindb. fil.) Kitag. — О-в Путятина, оз. Гусиное, 5 IX 1950, В. Васильев (LE). Был известен с о-ва Большой Пелис.

P. lapathifolia (L.) S. F. Gray. — О-в Попова, дубовый лес, 19 VIII 1928, М. Гришко (LE). Указывался для островов Аскольд, Путятина, Русский, Фуругельма.

Persicaria sungareensis Kitag. — Мыс Островок Фальшивый, на песчаном приморском лугу, 26 VIII 1959, Е. Победимова, Г. Коновалова (LE). Был известен с о-ва Путятина.

P. yokusaiana (Makino) Nakai. — О-в Путятина, западное морское побережье, 21 IX 1913, А. Булавкина (LE); о-в Попова, болотистый луг за береговым валом в бухте Пограничной, 29 IX 1979, Н. Цвелев (LE). Был известен с о-ва Стенина.

Polygonum fusco-ochreatum Kom. — Кекур 1-й Камень Матвеева, в трещинах скал, 15 VIII 1996, Е. Чубарь (гербарий ДВГМЗ). Был известен с островов Аскольд, Путятина, Рейнеке, Скребцова, Фальшивый, Фуругельма.

Rumex longifolius DC. — О-в Попова, побережье пролива Старка, песчано-галечный пляж, 7 VII 1986, Е. Чубарь (гербарий ДВГМЗ). Указывался для островов Большой Пелис, Веры, Гильдебрандта, Матвеева, Путятина, Стенина, Фальшивый, Фуругельма.

Truellum japonicum Houtt. — Мыс Островок Фальшивый, лес по склону горы, 26 VIII 1959, Е. Победимова, Г. Коновалова (LE). Был известен с островов Большой Пелис, Попова, Путятина, Рейнеке, Рикорда, Фуругельма.

T. hastatosagittatum (Makino) Soják. — О-в Попова, вейниковое болото у подножья горы, 22 VIII 1928, М. Гришко (LE). Был известен с островов Большой Пелис, Гильдебрандта, Матвеева, Путятина.

Polypodiaceae

Pleopeltis ussuriensis Regel et Maack. — О-в Попова, на сопке, в дубняке на скалах, 21 VIII 1928, М. Гришко (ПМА). Был известен с островов Аскольд, Большой Пелис, Бычий, Дурново, Матвеева, Наумова, Путятина, Рейнеке, Рикорда, Стенина, Фальшивый, Фуругельма.

Portulacaceae

Portulaca oleracea L. — О-в Фуругельма, восточное побережье, на скалах, в полосе птичьего базара, 12 VIII 1999, Е. Чубарь (гербарий ДВГМЗ). Новый вид, род и семейство для флоры островов залива Петра Великого.

Ranunculaceae

Anemonoides udensis (Trautv. et C. A. Mey.) Holub (*Anemone udensis* Trautv. et C. A. Mey.). — О-в Попова, долина ручья, впадающего в бухту Западную, смешанный широколиственный лес, 20 V 1999, Е. Чубарь (гербарий ДВГМЗ). Был известен с о-ва Путятина.

Salicaceae

Salix schwerinii E. Wolf. — О-в Большой Пелис, западное побережье, в оврагах, 24 VII 1999, Е. Чубарь (гербарий ДВГМЗ). Был известен с островов Попова, Путятина, Рикорда, Русский, Фуругельма.

Scrophulariaceae

Phtheirospermum chinense Bunge. — О-в Попова, мыс Проходной, полынник разнотравно-злаковый, Е. Чубарь (гербарий ДВГМЗ). Был известен с островов Путятина, Русский, Стенина, Фуругельма.

Taxaceae

Taxus cuspidata Siebold et Zucc. ex Endl. — О-в Попова, мыс Проходной, кленово-липовый лес с грабом, единично, 5 V 1999, Е. Чубарь (гербарий ДВГМЗ). Был известен с островов Аскольд, Антонова, Большой Пелис, Гильдебрандта, Де-Ливрона, Дурново, Клыкова, Козлова, Матвеева, Наумова, Путятина, Русский, Стенина.

Thelypteridaceae

Parathelypteris nipponica (Franch. et Savat.) Ching. — О-в Фуругельма, мокрый луг, 19 IX 1922, И. Козлов (ПМА). Новый вид для флоры островов залива Петра Великого.

Zosteraceae

Phyllospadix juzepczukii Tzvel. — О-в Путятина, растение полосы прибоя, 22 IX 1913, А. Булавкина (LE); о-в Рейнеке, в воде среди камней на южной окраине острова, 9 IX 1979, Н. Цвелев (LE). Был известен с островов Попова и Русский.

Zostera caulescens Miki. — О-в Рейнике, в выносах у северного края острова, 9 IX 1979, Н. Цвелев (LE). Был известен с о-ва Рикорда.

Z. japonica Aschers. et Graebn. — О-в Рейнике, в выносах у северного края острова, 9 IX 1979, Н. Цвелев (LE). Был известен с островов Русский, Фальшивый.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Горовой П. Г., Чубарь Е. А., Волкова С. А. Новый для флоры российского Дальнего Востока род *Limonium* (*Limoniaceae*) и новый для флоры России вид *L. tetragonum* // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 7. С. 144—147.

Недолужко В. А., Денисов Н. И. Новинки флоры сосудистых растений Русского острова (залив Петра Великого, Японское море) // Turczaninowia. 1999. № 1. С. 13—26.

Недолужко В. А., Павлова Н. С., Баранов В. И., Роднова Т. В., Добрынин А. П. Сосудистые растения острова Аскольд (Японское море, залив Петра Великого) // Исследование растительного покрова российского Дальнего Востока. Владивосток, 1999. С. 122—135.

Пробатова Н. С., Селедец В. П., Недолужко В. А., Павлова Н. С. Сосудистые растения островов залива Петра Великого в Японском море (Приморский край). Владивосток, 1998. 115 с.

Цвелев Н. Н. Новый для флоры СССР вид — *Eleocharis tetraquetra* Nees (*Cyperaceae*) с Дальнего Востока // Новости сист. высш. раст. 1986. Т. 22. С. 44—46.

Чубарь Е. А. Находка *Matteuccia orientalis* (*Onocleaceae*) в Южном Приморье и новые виды для флоры островов Дальневосточного морского заповедника // Бот. журн. 1998а. № 3. С. 141—143.

Чубарь Е. А. Дополнение к флоре островов Дальневосточного морского заповедника // Бот. журн. 1998б. Т. 83. № 11. С. 117—118.

Дальневосточный государственный
морской заповедник
Института биологии моря ДВО РАН
Ботанический сад-институт ДВО РАН
Владивосток
e-mail: acad botgard@mail.primorye.ru

Получено 14 VI 2000

SUMMARY

Plant species new to the islands of the Peter the Great Bay (the Sea of Japan) are listed.

ИСТОРИЯ НАУКИ

УДК 58(091)

© Т. А. Работнов

К ИСТОРИИ ВОЗНИКНОВЕНИЯ ФИТОЦЕНОЛОГИИ

T. A. RABOTNOV. ON THE HISTORY OF THE ORIGIN OF PHYTOCOENOLOGY

Фитоценология — учение о фитоценозах. Естественно поэтому датой возникновения ее следует считать время, когда исследователи растительности стали различать то, что потом получило название растительных сообществ и количественно характеризовать участие видов, входящих в их состав. Первым был Освальд Геер (Heer O.), который еще в 1830-х гг. в результате изучения растительности Кантона Глярус (Швейцария) выделил 4 высотных пояса растительности: монтанный, субальпийский, альпийский, субнивальный. Для каждого из них он привел однородные по составу растительности участки — локалитеты и список встречающихся на них видов растений, отметив количественное участие их по 10-балльной шкале (от 10 до 1). Генри Лекокк (Lecoque H.) при изучении луговой растительности Франции в 1840-х гг. выделял однородные по растительности участки, называя их ассоциациями, и характеризовал их составом видов и количественным участием их по 10-балльной шкале. Виды с количественным участием 10 баллов он назвал доминантами, от 9 до 6 баллов — основными, 5—3 — дополнительными, 1—2 — случайными. Термины, введенные Лекокком, — ассоциация и доминант — сохранились до настоящего времени. Выдающийся шведский ботаник Г. Пост (Post H., von), изучая в 1850-х гг. растительность Центральной Швеции, выделял однородные образования, назвав их локалями (явное влияние Геера), и характеризовал их видовым составом с указанием количественного участия видов по шкале из 6 категорий (словесной, а не цифровой — от «много» до «мало»). Таким образом, за период с 1830-х до 1850-х гг. в Швейцарии, Франции, Швеции начали выделять под разными названиями то, что впоследствии стали называть растительными сообществами, и характеризовать участие входящих в их состав видов количественно (Работнов, 1995). Этот период можно считать временем возникновения фитоценологии. Основоположником ее можно признать Освальда Геера. Другим основателем фитоценологии, использовавшим другой подход, мог бы считаться основоположник славной ботанической династии Огюст Пирам Де Кандоль. Он в 1820 г. в кратком изложении основ географии растений посвятил несколько страниц взаимоотношениям, существующим между растениями при их совместном произрастании. По Де Кандолю, растения ведут войну друг с другом. Побеждает то растение, которое ранее других заняло свое место, более мощное и обладающее большей способностью плодоносить. Де Кандоль привел ряд примеров взаимоотношений, существующих между растениями в природных фитоценозах, а также при сельскохозяйственном и лесоводственном использовании растительности. Замечательная работа Де Кандоля, в которой, по сути дела, содержалось открытие, могущее обеспечить углубленное изучение фитоценозов, осталась по невыясненным причинам неизвестной ботаникам и не повлияла на развитие фитоценологии. Лишь спустя 100 лет, в 1929 г., Фредерик Клементс в обзоре литературы к монографии, посвященной конкуренции между растениями, изложил кратко содержание работы Де Кандоля. А спустя 20 лет А. П. Шенников несомненно под влиянием Клементса также изложил кратко содержание этой работы и обосновал в геоботанике 2 метода: географический, предложенный А. Гумбольдтом (1805, 1936), и биологический, разработанный Де Кандолем (1820). Точнее было бы говорить о ботанико-географическом и фитоценологическом направлениях. Есть основания считать, что с работой Де Кандоля был знаком Р. Лайель, опубликовавший в 1832 г. 2-й том своего труда «Основы геологии», в котором отдельный раздел посвящен борьбе за существование между организмами. К сожалению, в доступных мне московских библиотеках этой книги Лайеля не оказалось, и я не мог выяснить, знал ли он о работе Де Кандоля. Эту книгу, как только она была опубликована, Генсло послал Чарльзу Дарвину, который в то время находился в плавании на корабле «Бигль». Таким образом, Дарвин последующие 3 года своего плавания находился под влиянием книги Лайеля. Дарвин 3 раза в своих трудах ссылался на Де Кандоля: в «Кратком очерке» 1842 г., в «Кратком очерке» 1844 г. и в «Происхождении видов». Возможно, что в ботанике возник следующий круг: «Де Кандоль — Лайель — Дарвин», и в итоге Де Кандоль оказал важнейшее влияние на проникновение в фитоценологию идеи о борьбе за существование. В нашей стране известна лишь одна работа (Кармщиков, 1865), в которой излагаются наблюдения автора над борьбой за существование между травянистыми растениями и есть упоминание фамилии Де Кандоля без указания инициалов и года издания. Нет сомнения, что этой работой была публикация Де Кандоля 1820 г. Работа С. П. Кармщикова, опубликованная в малоизвестном ботаникам издании, не оказала влияния на развитие фитоценологии в нашей стране.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гумбольдт А. География растений. М.; Л., 1936. 228 с.

Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора // Сочинения. Ч. Дарвин. М.; Л., 1939. Т. 3. 831 с.

Кармщиков С. П. Луговые и сорные травы // Сел. и лесн. хоз-во. 1865. № 1—3.

Лайель Р. Основы геологии. 1832. т. 2.

Некрасов А. Г. Чарльз Дарвин. М., 1957. С. 5—211.

Работнов Т. А. История фитоценологии. М., 1995. 158 с.

Шенников А. П. Географический и биологический методы в геоботанике // Бот. журн. 1948. Т. 33. № 1. С. 3—12.

Candolle Au. P. de. Essai elementaire de geographie botanique // Dictionnaire des sciences naturelles. Paris, 1820. 512 p.

Clements F. E. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. Washington, 1916. 512 p.

Clements F. E., Weaver J. E., Hanson H. C. Plant competition. An analysis of community function. Washington, 1929. XVI. 340 p.

Darwin Ch. A journal of researches in natural history kept during a voyage round the world. London, 1844—1845.

Darwin Ch. On the origin of species by means of natural selection. London, 1859.

Humboldt A. Essais de géographil botanique. Paris. 1805.

Московский государственный
университет

Получено 21 VI 1999

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47 + 57) : 58

ПАМЯТИ ВАЛЕНТИНЫ МИХАЙЛОВНЫ СВЕШНИКОВОЙ

(27 февраля 1912—9 января 2000)

N. I. BOBROVSKAYA. IN MEMORIAM: VALENTINA MIKHAILOVNA SVESHNIKOVA
(FEBRUARY 27, 1912—JANUARY 9, 2000)

Имя Валентины Михайловны Свешниковой стоит в ряду известных ученых, посвятивших свою жизнь изучению проблем, издавна находившихся в центре внимания экофизиологов, — исследованиям водного режима растений аридных территорий.

В. М. Свешникова родилась в феврале 1912 г. в г. Троицке Челябинской обл. в казачьей семье, которая в 1922 г. переехала в Ташкент. После окончания школы В. М. 2 года училась в музыкальном техникуме, у нее находили незаурядный талант. В 1931 г. она переезжает в Ленинград и поступает на биологический факультет Ленинградского государственного университета (ЛГУ), который заканчивает по специальности «геоботаника». Ее дипломная работа была посвящена изучению экологических особенностей корневых систем эфемероидов Юго-Восточных Каракумов. Еще до окончания Университета В. М. начала работать лаборантом на песчано-пустынной станции Всесоюзного института растениеводства (ВИР) в Репетеке (Туркмения). После окончания ЛГУ она продолжила там исследования по экологии кормовых трав песчаных пустынь. В 1937 г. на Туркменской опытной станции ВИР в Кара-Кале В. М. занималась изучением систем скороспелых люцерн, участвовала в определении видового состава пшениц и выяснении условий их культуры в горных районах Копет-Дага. Результаты этих исследований вошли в ее первую научную статью, которую рекомендовал для печати Н. И. Вавилов. В 1938 г. В. М. изучала водный режим почв и корневых систем винограда в Каракумах. На станции ВИР В. М проработала до 1939 г., когда она вместе со своим мужем О. В. Заленским уехала на Восточный Памир. Там в суровых условиях высокогорных пустынь на Памирской биологической станции Таджикского филиала АН СССР она работала почти 20 лет. На Памире В. М. провела чрезвычайно интересные экологические исследования по влиянию основных факторов внешней среды (водный и температурный режим почв) на растения и по изучению эколого-физиологических особенностей растений высокогорных пустынь Памира. Она занималась поиском дополнительных источников воды, получаемой путем конденсации и др. Определения показателей водного режима проводились ею в течение всего периода вегетации высокогорных растений. Полученные данные обрабатывались зимой на Памире и в Ленинграде, где научный коллектив Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) тепло принял «памирцев». В круг ее интересов в период памирских исследований входили проблемы выявления особенностей распределения корневых систем растений, важнейших показателей водного режима растений, всхожести семян и многое другое. Большое место в этих работах В. М. отводила исследованиям воздействия температур, света и высоты над уровнем моря на осмотическое давление клеточного сока растений и транспирацию. Необходимо подчеркнуть, что В. М. одна из первых в России определяла осмотическое давление клеточного сока (важный показатель водного стресса) в естественных условиях произрастания растений. Результаты этих наблюдений были опубликованы в двух монографиях и ряде статей. Широко известна монография «Водный режим растений и почв высокогорных пустынь Памира» (1962), в которой В. М. рассматривает вопрос о взаимовлиянии водного режима растений, динамики его показателей, степени оводненности почвогрунтов. Среди работ по экологии высокогорных растений данная монография до сих пор остается наиболее масштабным и интересным исследованием. За эту работу ей была присуждена ученая степень доктора биологических наук.

С 1958 г. и до окончания научной деятельности В. М. работала в Отделе геоботаники БИН, изучая водный режим растений аридных территорий. Она принимала участие в биокомплексных исследованиях степей Казахстана, итоги которых были опубликованы в монографии «Доминанты казахстанских степей» (1979). На примере водного режима доминантов зональных типов степей и некоторых эдафических вариантов в этой работе дается характеристика особенностей водного режима растений казахстанских степей. В. М. провела оригинальную и чрезвычайно трудоемкую работу по изучению скручивания листовой пластинки дерновинных злаков как в течение светового дня, так и в ходе вегетации под влиянием различных факторов среды.

В 1968 г. В. М. вновь вернулась в Каракумы, где начиналась ее научная деятельность, и стала заниматься исследованиями специфики водообмена видов, формирующих растительный покров песчаных пустынь. Ею вновь подробно разрабатывался вопрос об альтернативных источниках влаги (конденсационная влага).

С 1970 г. началась ее работа в Совместной советско-монгольской комплексной биологической экспедиции, где В. М. возглавляла и курировала исследования водного режима растений различных типов растительности. Были получены чрезвычайно интересные данные о водном режиме растений Центральной Азии, степей, пустынь, горной лесостепи и высокогорной растительности. Полученные результаты позволили сравнить особенности водного режима растений казахстанских и центральноазиатских степей. Итоги работ этого замечательного ученого отражены в большом числе статей, изданных как у нас, так и за рубежом (более 120).

Много сил и времени В. М. уделяла обучению монгольских специалистов. Кроме того, ее обширные познания способствовали созданию групп экофизиологов, занимающихся изучением водного режима растений в различных регионах: в Средней Азии, Казахстане, на Дальнем Востоке, в средней полосе России, в Калининградской обл. и горах Кавказа. Работу учеников она поддерживала долгие годы и сумела вырастить прекрасные кадры. Огромна заслуга В. М. в создании уникального массива данных, касающихся специфики водообмена растений различных природных зон.

В. М. была удивительным человеком, обладавшим редкой доброжелательностью, искренним интересом к людям и окружающему миру, который она сохранила до конца жизни. В ее доме часто собиралось общество интересных людей, обсуждались текущие вопросы науки, музыка, литература и пр. В. М. была деликатна, глубоко и всесторонне образована. Общение с этим благороднейшим человеком приносило радость многим.

Последние годы жизни В. М. провела в семье своей дочери (Е. О. Заленской) в Америке. Она похоронена на русском кладбище вблизи Нью-Йорка.

© *Н. И. Бобровская*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 7 VII 2000

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

ДК 019.941 : 582.998.2 (571.1)

КРИТИЧЕСКИЕ ЗАМЕТКИ ПО ПОВОДУ НЕКОТОРЫХ ПУБЛИКАЦИЙ В СИБИРСКОЙ БОТАНИЧЕСКОЙ ЛИТЕРАТУРЕ

I. M. KRASNOBOROV. CRITICAL COMMENTS ON SOME PUBLICATIONS IN SIBERIAN BOTANICAL LITERATURE

Вопреки утверждениям некоторых авторов виды *Artemisia palustris*, *A. salsoloides*, *A. freyniana* не стречаются в естественных местообитаниях Западной Сибири в пределах России. *A. salsoloides* была ключена в «Красную книгу Алтайского края (растения)», хотя она не произрастает в этом районе. Недавно публикованные виды *A. elenae* Kupr. и *A. radicans* Kupr. всего лишь экологические формы *A. frigida*.

Ключевые слова: гербарий, *Asteraceae*, *Artemisia*, флора Сибири.

В 1995 г. вышел в свет интересный сборник научных статей гербария Алтайского осударственного университета (АлтГУ) «Ботанические исследования Сибири и Казахстана» под редакцией д-ра биол. наук А. Н. Куприянова. Издание несомненно ужное, тем более что каждый год публикуются все новые и новые выпуски с обильными флористическими, фитоценотическими, ботанико-географическими маериалами. Для ботаников Сибири, да и не только для них, знакомство с этой серией борников крайне желательно. На его страницах мы знакомимся с многими ботаниками, свежими мыслями, идеями, подходами, а ботаническая литература пополняется новыми сведениями по флоре Алтайского края и сопредельных с ним регионов. Для меня, проявляющего большой интерес к флоре юга Западной Сибири, эти книги стали настольными. Надеюсь, что издание будет продолжаться долгие годы. В связи с этим хотелось бы, чтобы в очередных сборниках было все меньше и меньше казусов, неувязок и ошибок. Поэтому остановлюсь на анализе некоторых из них, появившихся в публикациях, касающихся сложноцветных, и в частности рода полынь, с которым работал несколько лет, подготавливая издание 13-го тома «Флоры Сибири» (1997).

В первом сборнике «Ботанические исследования Сибири и Казахстана» для Алтайского края и вообще Сибири (Куприянов, Шмаков, 1995 : 212) приводится новый вид *Artemisia salsoloides* Willd. со следующей этикеткой: «Алтайский край, Змеиногорский р-н, с. Кольцовка, склон сопки, 23 VII 1980, Романова». В статье есть ссылка на то, что исследователи, ранее работавшие с этим видом (П. П. Поляков (1961)), отмечали отсутствие этого вида на Алтае и ошибочность более ранних указаний на произрастание его там. Последнее должно было насторожить авторов и подвигнуть на тщательное определение и переопределение имевшегося в их распоряжении образца, хранящегося в Гербарии им. В. В. Сапожникова АлтГУ. И действительно, критическая проверка образца показала, что мы вместо *A. salsoloides* имеем дело с несколько уродливой *A. commutata* Bess. В 1999 г., когда я работал в Гербарии им. В. В. Сапожникова, других образцов *A. salcoloides*, кроме указанного, мне не показали, ссылаясь на то, что в Гербарии больше нет сборов этого вида из Алтайского края. Два упомянутых вида очень далеки друг от друга по многим диагностическим признакам. В частности, жизненные формы их совершенно разные: *A. commutata* — травянистый многолетник, в то время как *A. salsoloides* — полукустарник. Пополнение флоры Сибири еще новым видом полыней не состоялось.

В 1996 г. А. Н. Куприянов и С. К. Пугачева в статье «Полыни (*Artemisia* L.) Алтайского края» писали об *A. salsoloides* в Змеиногорском р-не, по-видимому, основываясь все на том же гербарном образце, собранном Романовой в окрестностях с. Кольцовка. Недоумение вызывало одно: в этикетке Романовой в обозначении местообитания сказано «склон сопки», у авторов же статьи обозначено другое местообитание, сходное с тем, что описано у П. П. Полякова (1961) во «Флоре СССР».

В 1998 г. опубликована «Красная книга Алтайского края (растения)» со статьей об *A. salsoloides*, написанной А. Н. Куприяновым. В ней так же указывается единственное местонахождение в Алтайском крае для этого вида, но уже почему-то в окрестностях с. Барановка (в 1995 г. указывалось с. Кольцовка). Что это, новое местонахождение? Или просто недоразумение? Статья сопровождается хорошим рисунком действительно *A. salsoloides*.

В предисловии к «Красной книге...» (1998) говорится, что рисунки оригинальны или заимствованы из «Флоры СССР». Во «Флоре СССР» (1961), где описан род *Artemisia*, рисунка этого вида нет. Так с какого гербарного образца, собранного в Алтайском крае, был сделан этот оригинальный рисунок?

В сборнике 1995 г. упоминается другой вид полыни, новый для Республики Алтай, — *A. freyniana* (Pamp.) Krasch. с этикеткой: «Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, дол. р. Тархата в среднем течении, правый берег. 49° 42′ с. ш. и 88° 26′ в. д. Каменистая степь. VIII 1994. Шмаков А. И., Дьяченко С. и др.». Казалось бы, крайне интересное местонахождение, так как *A. freyniana* — вид Восточной Сибири и Северо-Восточной Монголии, описан с р. Нерчи. Не зря в статье это местонахождение называется реликтовым. Далее идут комментарии о сходстве и различии указанного вида с *A. gmelinii* Web. ex Stechm., *A. messerschmidtiana* Bess., но ничего не говорится об *A. santolinifolia* Turcz. ex Bess., относящейся к этой же подсекции, что и перечисленные виды, и широко распространенной в Юго-Восточном Алтае. Как раз к этому виду и относятся цитируемые образцы. Об ошибочности определения этих образцов в свое время писал Е. А. Мунгалов (1997). Не состоялись еще один реликт и новый для Западной Сибири (Алтая) вид.

В очередном сборнике 1997 г. в статье А. Н. Куприянова и И. А. Хрусталевой «Семейство *Asteraceae* степной части Алтайского края» для Алтайского края указывается *A. palustris* L., восточно-сибирское растение, проникающее в пустынно-степную часть Юго-Восточного Алтая. Авторы приводят этот вид для окрестностей с. Гуселетово Романовского р-на, севера Алтайского края, а также Ордынского р-на Новосибирской обл. К сожалению, образцов с севера Алтайского края мне не пришлось видеть, а вот образцы из окрестностей с. Гуселетово и Ордынского р-на, определенные А. Н. Куприяновым, мие удалось изучить в Гербарии им. В. В. Сапожникова. Это не что иное, как *A. scoparia* Waldst. et Kit. В одном случае — уродливая форма, а другом — растение в стадии вегетации. По-видимому, А. Н. Куприянову и его соавтору никогда не приходилось видеть столь выразительный вид *A. palustris*. Если бы они видели ее хотя бы один раз, путаницы подобного рода не было бы.

В этой же статье упоминаются виды *A. elenae* A. Kupr. и *A. radicans* Kupr. (а может, фамилию автора таксона писать без сокращения, просто A. Kuprijanov, как в «Ботаническом журнале» за 1995 г., № 7, с. 82, но надо придерживаться чего-то одного). Что это за виды? В 1997 г. А. Н. Куприяновым в другом сборнике АлтГУ под названием «Флора и растительность Алтая» опубликован новый для науки вид *A. elenae* Kupr. Тип из Михайловского р-на, окрестности Малинового озера. Вид приводится для ленточных боров Алтайского края из Ребрихинского и Михайловского районов. Несколько позднее (Куприянов, Хрусталева, 1997), по-видимому, на основании материалов, собранных летом 1997 г., указываются дополнительные местонахождения для Угловского и Ключевского районов. Вид отличается от ранее описанного *A. radicans* Kupr. листовыми дольками, которые имеют 5—10 мм дл. и 0.3—0.5 мм шир. В гербариях и особенно во время экспедиционных работ 1998 и 1999 гг. в Алтайском крае и Новосибирской обл. мне приходилось наблюдать такие формы *A. frigida* Willd., обычно произрастающие в защитных лесополосах безграничных степных пространств, а также в некоторых местах ленточных сосновых боров. *A. radicans* была описана в 1995 г. (Куприянов, 1995). Для того чтобы отличить ее от

A. frigida, автор ссылается на некоторые признаки вегетативной сферы, якобы отличающие новый вид от последнего. Недавно опубликована интересная работа томских ботаников (Ханина, Серых, Амельченко, 1999), изучавших анатомические и морфологические признаки ряда полыней, в том числе *A. frigida* и *A. radicans*, как раз в генеративной сфере. Каких-либо существенных различий между интересующими нас полынями мы не находим. Считаю, что как *A. elenae*, так и *A. radicans* представляют собой экологические формы *A. frigida*. Для большей наглядности приводим диагнозы этих видов без малейших изменений.

Artemisia radicans Kupr. 1995. Бот. журн. 80, 7 : 82.

Многолетнее растение, 20—27 см выс., густоопушенное белыми серебристыми волосками. Корневище тонкое, ползучее, деревянистое. Вегетативные побеги 2—7 см легко укореняются в узлах, образуя рыхлую дернину. Нижние стеблевые листья, 2 см дл., до 1 см шир., яйцевидно-удлиненные, перисто-рассеченные; нижние доли листа простые, верхние тройчатые, короткочерешковые; листья вегетативных побегов тройчато рассеченные; конечные дольки 4—6 мм дл., 1 мм шир., густо серебристо опушенные; верхние стеблевые листья простые, линейные; корзинки почти шаровидные, 3—3.5 мм в диам., на ножках, по длине равных корзинкам, поникающие, собранные в широкую рыхлую метелку с боковыми веточками, под острым углом отклоненными от главной оси; обвертка трехрядная, наружные листочки обвертки линейные, травянистые, внутренние широкоэллиптические, густоопушенные спутанными волосками с широким пленчатым краем; цветоложе густоопушенное; пестичные цветки с несколько расширенным венчиком, дисковые цветки с трубчатым венчиком. Семянки ржаво-коричневые, продолговато-яйцевидные.

Artemisia elenae Kupr. 1997. Флора и растительность Алтая. 1 : 37.

Многолетнее растение, 20—30 см выс., густо опушенное белыми серебристыми волосками. Корневище тонкое, ползучее, деревянистое. Вегетативные побеги 5—8 см образуют рыхлую дернину. Нижние стеблевые листья, 2 см дл., 1—1.5 см шир., удлиненные перисторассеченные, коротко черешковые, конечные дольки нитевидные, 5—10 мм дл., 0.3—0.5 мм шир., густо серебристо опушенные; верхние стеблевые листья простые, нитевидные; корзинки 3—5 мм в диам., на ножках, поникающие, собранные в широкую рыхлую метелку; обвертка трехрядная, наружные листочки обвертки линейные, травянистые, внутренние ланцетные, густоопушенные спутанными волосками с широким пленчатым краем; цветоложе густоопушенное; краевые цветки обратноконические, дисковые цветки с трубчатым венчиком. Семяики коричневые, продолговато-яйцевидные.

Сравнивая 2 приведенных диагиоза, не нахожу принципиальных различий между ними. Буду рад, если их найдете вы. Считаю приведенные А. Н. Куприяновым новые названия синонимами. *Artemisia frigida* Willd. 1804, Sp. pl. 3 : 1838 (*A. radicans* Kupr. 1995, 80, 7 : 82; *A. elenae* Kupr. 1997, Флора и растительность Алтая, 1 : 37).

Надеюсь, что данные критические замечания будут учтены в последующих изданиях крайне нужных и интересных «Ботанических исследований Сибири и Казахстана» и будут способствовать дальнейшему изучению этих регионов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ботанические исследования Сибири и Казахстана / Под ред. А. Н. Куприянова (отв. ред.). Барнаул, 1995. 231 с.

Красная книга Алтайского края (растения). Бариаул, 1998. 303 с.

Красноборов И. М. Род *Artemisia* L. — Полынь // Флора Сибири. Т. 13. Новосибирск, 1997. С. 90—141.

Куприянов А. Н. Новые виды полыни (*Artemisia* subgen. *Artemisia*, *Asteraceae*) из Центрального Казахстана // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 7. С. 82—84.

Куприянов А. Н. Новый вид рода *Artemisia* L. с юга Западной Сибири // Флора и растительность Алтая. Барнаул, 1997. С. 37—39.

Куприянов А. Н. Artemisia salsoloides Willd. — Полынь солянковая // Красная книга Алтайского края (растения). Барнаул, 1998. С. 80.

Куприянов А. Н., Шмаков А. И. Новые и редкие полыни для Алтая // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Барнаул, 1995. С. 212—214.

Куприянов А. Н., Пугачева С. К. Полыни (*Artemisia* L.) Алтайского края // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Вып. 2. Бариаул, 1996. С. 3—14.

Куприянов А. Н., Хрусталева И. А. Семейство *Asteraceae* степной части Алтайского края // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Вып. 3. Барнаул, 1997. С. 13—22.

Мунгалов Е. А. Полыни (*Artemisia* L.) из секции *Abrotanum* Bess. во флоре Алтая // Проблемы сохранения биологического разнообразия Южной Сибири. I Межрегиональная научно-практическая конференция. Кемерово, 1997. С. 134—135.

Поляков П. П. Род Полынь — *Artemisia* L. // Флора СССР. Т. 26. М.; Л., 1961. С. 425—631.

Ханина М. А., Серых Е. А., Амельченко В. П. Атлас анатомических признаков полыией. Томск. 1999. 55 с.

© *И. М. Красноборов*

Центральный сибирский ботанический сад
СО РАН
Новосибирск
e-mail: root@botgard.nsk.su

Получено 18 IV 2000

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2001. Т. 86. № 3)

Стр.

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

Tulipa biebersteiniana Schult. et Schult. fil. **var. tricolor** (Klok. et Zoz) Knjasev, Kulikov et Philippov **comb. nov.** 116
Tulipa riparia Knjasev, Kulikov et Philippov **sp. nov.** 116
Tulipa riparia Knjasev, Kulikov et Philippov **var. lutea** Knjasev, Kulikov et Philippov **var. nov.** 117
Crepis coreana (Nakai) Sennik. **comb. nov.** 57
Crepis **sect. Hololeion** (Kitam) Sennik. **comb. nov.** 57
Crepis hololeion (Maxim.) Sennik. **comb. nov.** 57
Crepis krameri (Franch. et Sav.) Sennik. **comb. nov.** 57
Stenotheca crepidisperma (Fries) Sennik. **comb. nov.** 57
Stenotheca gronovii (L.) Sennik. **comb. nov.** 58
Stenotheca mandonii (Sch. Bip.) Sennik. **comb. nov.** 58
Stenotheca paniculata (L.) Sennik. **comb. nov.** 58
Stenotheca pringlei (A. Gray) Sennik. **comb. nov.** 58

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2001. VOL. 86. N 3) Page

Vassilyev A. E., Muravnik L. E. Cell component dynamics in the leaf tissues of *Arabidopsis thaliana* (*Brassicaceae*) during differentiation. 2. Palisade mesophyll 1
Vasilevich V. I., Stchukina K. V. Black alder forests in north-west of European Russia . . 15
Ishbirdin A. R. Ecological and geographical patterns of synanthropic flora of Russia. 1. Chorology of basic syntaxa 27

REVIEWS 37

Sennikov A. N., Illarionova I. D. Morphological and anatomical structure of the achenes of the genus *Hieracium* (*Asteraceae*) and related genera 37
Ilyushko M. V., Kartavtsev Y. Ph., Zhuravlev Y. N. Variability of morphological characters of *Iris setosa* (*Iridaceae*) in the Russian Far East 60
Mikheev A. D. On *Campanula dolomitica* and *C. kirpicznikovii* (*Campanulaceae*) from Northern Caucasus 72
Avetisyan V. E., Asatryan M. Ya. Type specimens of vascular plants kept in herbarium of the Department of Higher Plants, Botanical Institute NAS, Armenian Republic (ERE). 6. Supplements 75
Ipatov V. S., Kirikova L. A. Reactivity and sensitivity of the species to ecological factors . 80
Telyatnikov M. Y. The activity and species richness in latitudinal geographical groups of species (with special reference to the small shrub-moss tundra of Yamal peninsula) . . 86
Blagoveshtchensky I. V. Swamp vegetation in «Sursky» reserve (Ulyanovsk region) 97

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 104

Fomitchev I. V. Conspectus of Caucasian *Equisetum* (*Equisetaceae*) species 104
Knyasev M. S., Kulikov P. V., Philippov E. G. Tulips from *Tulipa biebersteiniana* alliance (*Liliaceae*) at the South Urals 109

FLORISTIC FIDINGS 120

Muchnik E. E., Urbanavichus G. P. A record of *Leptogium schraderi* (*Collemataceae, Lichenes*) in Russia 120
Teteryuk B. Yu., Kanev V. A. New data on the *Isoëtes setacea* (*Isoëtaceae*) distribution in the north-eastern part of European Russia 121
Kapitonova O. A. The finding of *Lemna turionifera* (*Lemnaceae*) in Udmurtia 123
Tchubar E. A., Nedoluzhko V. A. A supplement to the flora of islands of the Peter the Great Bay (the sea of Japan) 125

SCIENCE HISTORY 133

Rabotnov T. A. On the history of the origin of phytocoenology 133

IN MEMORIAM 135

Bobrovskaya N. I. In memoriam: Valentina Mikhailovna Sveshnikova (February 27, 1912—January 9, 2000) 135

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 137

Krasnoborov I. M. Critical comments on some publications in Siberian botanical literature . 137
Index of new plant names 141

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2001. Т. 86. № 3) Стр.

Васильев А. Е., Муравник Л. Е. Динамика клеточных компонентов тканей листа *Arabidopsis thaliana* (*Brassicaceae*) в ходе дифференциации. 2. Палисадный мезофилл . . 1
Василевич В. И., Щукина К. В. Черноольховые леса северо-запада Европейской России 15
Ишбирдин А. Р. Эколого-географические закономерности синантропной флоры России. 1. Хорология основных синтаксонов растительности 27

СООБЩЕНИЯ 37

Сенников А. Н., Илларионова И. Д. Морфологическое и анатомическое строение семянок видов рода *Hieracium* (*Asteraceae*) и близких родов 37
Илюшко М. В., Картавцев Ю. Ф., Журавлев Ю. Н. Изменчивость морфологических признаков *Iris setosa* (*Iridaceae*) на российском Дальнем Востоке 60
Михеев А. Д. О *Campanula dolomitica* и *C. kirpicznikovii* (*Campanulaceae*) флоры Северного Кавказа 72
Аветисян В. Е., Асатрян М. Я. Типовые образцы таксонов сосудистых растений, хранящиеся в Гербарии отдела систематики и географии высших растений Института ботаники НАН Республики Армения (ERE). 6. Дополнения 75
Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Реактивность и чувствительность видов к экологическим факторам 80
Телятников М. Ю. Активность и видовое богатство широтных географических групп видов (на примере кустарничково-зеленомошных тундр полуострова Ямал) 86
Благовещенский И. В. Растительность болот заказника «Сурский» (Ульяновская область) 97

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 104

Фомичев И. В. Обзор видов рода *Equisetum* (*Equisetaceae*) Кавказа 104
Князев М. С., Куликов П. В., Филиппов Е. Г. Тюльпаны родства *Tulipa biebersteiniana* (*Liliaceae*) на Южном Урале 109

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 120

Мучник Е. Э., Урбанавичюс Г. П. Находка *Leptogium schraderi* (*Collemataceae, Lichenes*) в России 120
Тетерюк Б. Ю., Канев В. А. Новые сведения о распространении *Isoëtes setacea* (*Isoëtaceae*) на северо-востоке европейской части России 121
Капитонова О. А. Находка *Lemna turionifera* (*Lemnaceae*) в Удмуртии 123
Чубарь Е. А., Недолужко В. А. Дополнение к флоре островов залива Петра Великого (Японское море) 125

ИСТОРИЯ НАУКИ 133

Работнов Т. А. К истории возникновения фитоценологии 133

ПОТЕРИ НАУКИ 135

Бобровская Н. И. Памяти Валентины Михайловны Свешниковой (27 февраля 1912—9 января 2000) 135

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 137

Красноборов И. М. Критические заметки по поводу некоторых публикаций в сибирской ботанической литературе 137
Указатель новых названий растений 141

УВАЖАЕМЫЕ АВТОРЫ

Редакция напоминает, что присылаемые иллюстрации должны отвечать следующим требованиям

Штриховые рисунки должны быть сделаны черной тушью на кальке или на плотной белой бумаге: все обозначения наносятся только на второй экземпляр, который может быть ксерокопией.

Фотоснимки представляются в 2 экземплярах, они должны быть контрастными, отпечатанными на гладкой (не сатинированной) бумаге с накатом, черно-белые. Обозначения на лицевой стороне фотографии следует делать только на одном экземпляре.

Рисунок должен быть по возможности разгружен от надписей; все условные обозначения должны быть объяснены в подписи к нему или в тексте. Выделы легенд ботанических и других карт, кривые графиков и т. п. нумеруются всегда справа или обозначаются буквами, а содержание этих обозначений раскрывается в подписи к рисунку или в тексте.

В подписи к рисунку указывается, что приведено на оси абсцисс и что на оси ординат.